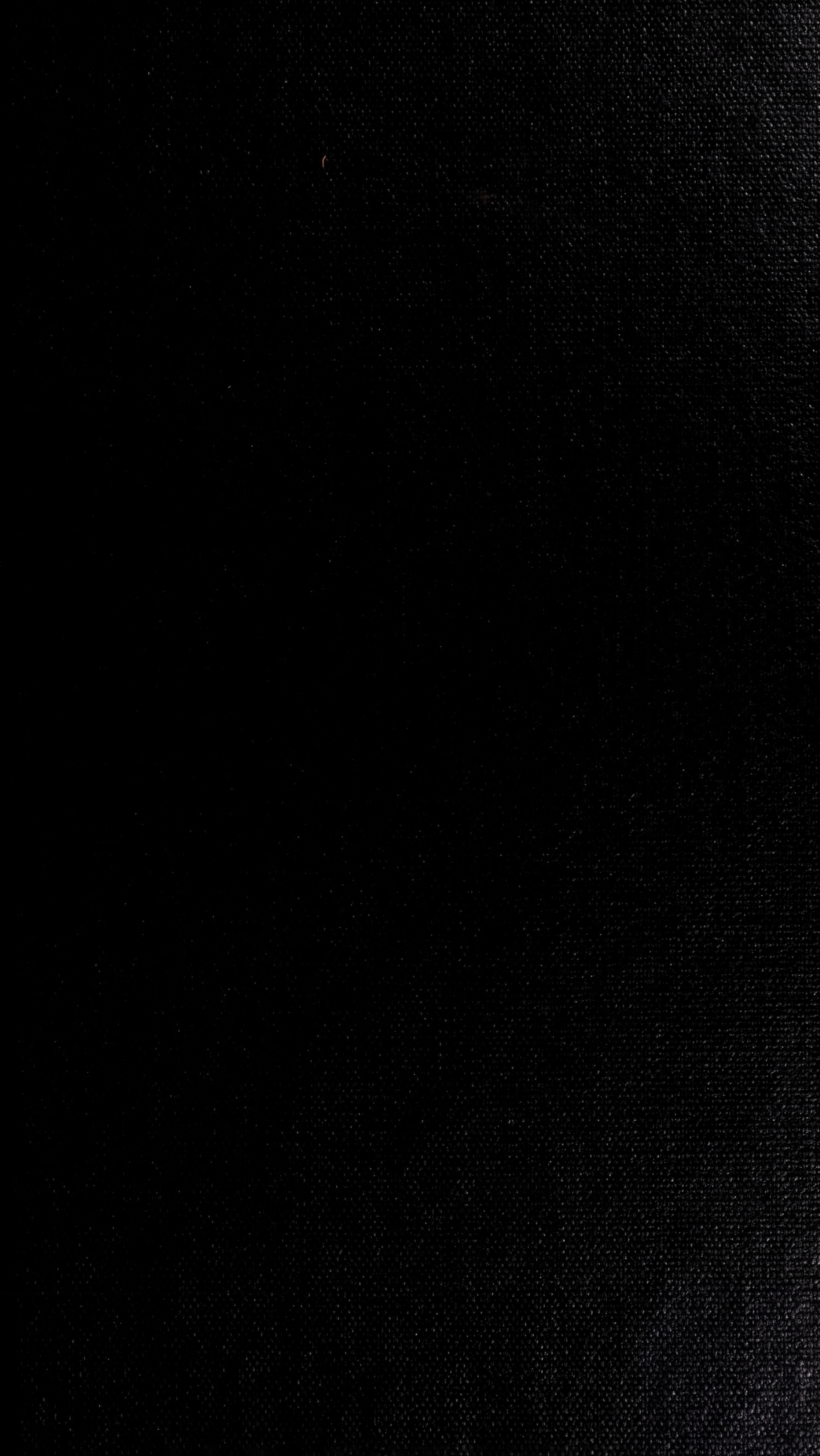


FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

AMERICAN MUSEUM
NATURAL HISTORY

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

59.06(494)G

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

Maurice BEDOT

DIRECTEUR DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. les Professeurs H. Blanc (Lausanne), O. Fuhrmann (Neuchâtel),
E. Guyénot (Genève) et F. Zschokke (Bâle).

TOME 33

Avec 7 planches

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1926

27-107082-Mar. 12

TABLE DES MATIÈRES

du Volume 33

Fascicule 1. Janvier 1926.

Fascicule 2. Mai 1926.

Fascicule 3. Juin 1926.

Fascicule 4. Juillet 1926.

Fascicule 5. Décembre 1926.

TABLE DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

BULLETIN-ANNEXE

DE LA

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

(TOME 33)

Juin 1926 N° 1

Procès-verbal de l'Assemblée générale
de la
Société zoologique suisse

tenue à Neuchâtel

les samedi 10 et dimanche 11 avril 1926

sous la présidence de

M. le Prof. Dr O. FUHRMANN

Samedi 10 avril

SÉANCE ADMINISTRATIVE

à l'Auditoire des Lettres de l'Université.

La séance est ouverte à 16 h. 15. 32 membres sont présents.

1. Rapport annuel.

Le président donne lecture du

RAPPORT ANNUEL SUR L'ACTIVITÉ

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

pendant l'année 1925.

Chers collègues, Mesdames, Messieurs,

En ouvrant cette séance, nous souhaitons une cordiale bienvenue à tous les membres qui sont venus de près et de loin, assister à notre assemblée annuelle. Nous éprouvons un plaisir tout particulier

à voir parmi nous M. Albert Pézard, de Paris, directeur-adjoint du Laboratoire de biologie générale, à l'école des Hautes-Etudes, qui a bien voulu faire un long voyage pour venir nous entretenir de ses intéressantes et importantes recherches sur la greffe des glandes sexuelles chez les Oiseaux.

MM. les professeurs A. Forel, Hescheler, Strasser, Strohl, MM. Mathey-Dupraz, Murisier et Mlle Daiber se sont excusés et regrettent de ne pouvoir assister à notre réunion.

Si nous voulons résumer l'activité de notre société, nous devons en première ligne mentionner le fait que M. M. Bedot, directeur de la *Revue suisse de Zoologie*, a publié le 32me volume de cet organe ainsi que les numéros 1 et 2 du 33me. Le 32me volume est augmenté d'un supplément de plus de 600 pages sorti de la plume de M. M. Bedot. Dans ce travail de Bénédictin, éminemment utile pour tous les spécialistes, M. Bedot publie la 7me période des *Matériaux pour servir à l'Etude des Hydroïdes*.

Le volume 32 contient les 21 mémoires suivants:

Baer, J. G. Sur quelques Cestodes du Congo belge.

Baltzer, F. Ueber die Giftwirkung der weiblichen *Bonellia* und ihre Beziehung zur Geschlechtsbestimmung der Larve.

Bigler, W. Zur Verbreitung der Diplopoden des Schweizerischen Nationalparks.

Chatton, E. et Chatton, Mme. L'action des facteurs externes sur les Infusoires. Le déterminisme de la formation des chaînes (distomie) chez les *Colpidium*.

Emery, C. Revision des espèces paléarctiques du genre *Tapinoma*.

Fankhauser, G. Ueber die physiologische Polyspermie des *Triton*-Eier.

Fuhrmann, O. Le phénomène des mutations chez les Cestodes.

Geigy, R. Anomalies de l'appareil génital chez *Hélix pomatia*.

Handschin, E. Ziele und Probleme der zoologischen Erforschung der Hochalpen.

Hofmänner, B. Beiträge zur Kenntnis der Oekologie und Biologie der schweizerischen Hemipteren.

Keiser, F. Die spezifische Bedeutung der Ionen für das Wachstum.

Lessert (de), R. Araignées du Sud de l'Afrique.

Montet, G. Les types d'Hyménoptères de Tournier du Museum d'Histoire naturelle de Genève.

NAVILLE, A. Recherches sur le cycle sporogonique des *Aggregata*.

NOLL-TOBLER, H. Das Brüten der Kolbenente, *Netta rufina* Pall., am Untersee.

ROUX, J. Notes sur une collection de Reptiles et d'Amphibiens de l'île Nias.

SCHENKEL, E. Beiträge zur Kenntnis der Schweizerischen Spinnenfauna.

SCHNEIDER, G. Ueber eine Schnabeldeformität bei *Gecinus viridis* L., adult. — Ein interessanter Fall von Albinismus bei *Glossophaga soricina* Pall., ♀ adulte.

SÜFFERT, F. Geheime Gesetzmässigkeiten in der Zeichnung der Schmetterlinge.

WEISSFEILER, J. Régénération du cerveau et du nerf olfactif chez les Batraciens urodèles.

WITSCHI, E. Genetische Untersuchungen an Farbenschlägen des Kaninchens.

Le premier fascicule du volume 33 renferme:

O. SCHOTTÉ Système nerveux et régénération chez le Triton.

E. GUYÉNOT et K. PONSE. Une Microsporidie, *Plistophora bufonis*, parasite de l'organe de Bidder du Crapaud.

Nous sommes heureux de pouvoir annoncer que la Confédération a accordé de nouveau à la *Revue Suisse de Zoologie*, par l'intermédiaire de S. H. S. N., la subvention de fr. 2500.

M. M. BEDOT a fait également paraître le 16me fascicule du *Catalogue des Invertébrés de la Suisse*, qui comprend: les *Hirudinées*, avec un appendice sur les *Branchiobdelles* et les *Polychètes*, par M. le professeur E. ANDRÉ.

A la 106me Assemblée de la S.H.S.N. à Aarau, à laquelle votre président n'a malheureusement pas pu assister, étant avec ses élèves en voyage d'étude en Afrique, M. le Dr HOFMÄNNER a bien voulu présider les séances. Exceptionnellement et conformément aux décisions de l'Assemblée de Bâle, une séance administrative a eu lieu. L'Assemblée a entendu et approuvé à l'unanimité le rapport du Jury sur les deux travaux de concours traitant de l'étude expérimentale des caractères sexuels secondaires chez un Batracien. Le secrétaire a envoyé aux deux lauréats, Mlle K. PONSE et M. WITSCHI, les sommes de 400 et 200 francs. MM. le Professeur

Dr Ad. Naef et le Dr F. Keiser ont reçu des subventions de 400 et 200 francs pour leurs recherches scientifiques.

L'Assemblée, en outre, a adopté, sans discussion et à l'unanimité des voix, le nouveau règlement pour les concours et les subventions, dont il a été imprimé 250 exemplaires. Un exemplaire a été envoyé à chaque membre et, dans la suite, chaque nouveau membre en recevra un.

Dans la séance scientifique, MM. K Bretscher, von Arx, M. Diethelm, E. Lehmann, Th. Staub, W. Schmassmann, H. Schopfer et P. Steinmann ont présenté des communications dont un résumé a paru dans les actes de la S.H.S.N.

Notre collègue, M. P. Steinmann, président annuel de la S.H.S.N. a parlé, dans son discours d'ouverture, sur « *den Ideengehalt und die Erkenntniskritik der experimentellen Morphologie* ».

L'innovation que nous avons décidée à Bâle, de développer les comptes-rendus de notre société et que notre ancien président, feu M. Th. Studer avait du reste déjà proposée en 1911, a été fort heureuse. Elle a permis d'envoyer à nos membres, outre le procès-verbal habituel de l'Assemblée générale, un fascicule de 60 pages contenant le résumé des 13 travaux présentés à l'assemblée de Bâle. Là encore, nous devons des remerciements spéciaux à M. M. Bedot, pour les grandes facilités qu'il a accordées pour la publication.

L'exploration et l'étude de la faune de notre Parc national avance à grands pas, quoiqu'elle ait été quelque peu entravée par le mauvais temps de l'été passé et par la mise à ban due à la fièvre aphteuse. Plusieurs collaborateurs durent, en effet, changer leur programme ou abréger leur séjour. 10 collaborateurs ont travaillé au Parc. Ce sont: M. F. Donatsch, qui a continué à s'occuper des Oligochètes; M. Ad. Nadig, des Fourmis; MM. Ch. Ferriere et J. Carl, étudiant les Hyménoptères, ont exploré pour la dernière fois les différentes régions du parc. M. A. Pictet, le zélé lépidoptérologiste, continue à collectionner des Papillons; il a découvert des différences notables entre le versant sud et nord du Spöltal. Certains matériaux récoltés ont donné lieu à des expériences fort intéressantes, dont M. Pictet nous entretiendra demain. M. H. Thomann a commencé l'étude des Microlépidoptères et M. A. Barbey a établi un programme fort intéressant pour inventorier périodiquement certaines parcelles de forêts, en ce qui concerne les Insectes nui-

sibles et leurs influences sur les arbres. Enfin, M. HOFFMANN a étudié le gibier qui est en augmentation continuelle, et M. H. KNOPFLI les Oiseaux du Parc.

En ce qui concerne les publications sur la faune du Parc national, M. B. HOFMÄNNER a fait paraître, dans la *Revue suisse de Zoologie*, la partie œcclogique de sa monographie des Hémiptères, qui avait été imprimée en 1924 dans les mémoires de la S.H.S.N. Il est regrettable que cette grande publication ait tant de difficultés à publier en entier les résultats des études relatives au Parc national.

M. J. CARL a publié un travail sur un Orthoptère nouveau pour la Suisse et sur un nouvel habitat du Scorpion en Suisse.

M. E. HANDSCHIN a fait paraître une étude fort intéressante sur les *subterrane Collembolengesellschaften*.

Il a paru également la 15me livraison des Oiseaux de la Suisse, publiée par G. VON BURG.

La revue d'Hydrobiologie suisse rédigée par notre collègue M. H. BACHMANN, a fait paraître le 1er et le 2me fascicules du volume 3 qui contient une monographie de M. Ch. E. PERRET sur le lac des Taillières.

Le Concilium Bibliographicum a publié le volume 35. Cette œuvre, sous la direction énergique de M. STROHL, devient doublement précieuse pour les Zoologistes, par le fait que le Catalogue de Londres a malheureusement cessé de paraître.

La commission pour la Bourse fédérale de voyage d'études d'histoire naturelle a choisi à l'unanimité, parmi 14 candidats, M. J. CARL qui va faire un voyage d'exploration dans les massifs montagneux de l'Inde méridionale. Nous le félicitons pour ce succès mérité et nous sommes certain qu'il rapportera une riche moisson de son voyage.

La table suisse à la station zoologique de Naples a été occupée par M. A. NAEF, F. BALTZER et P. STEINMANN, tandis que la table suisse à la station de Roscoff a été utilisée par MM. L. BAUDIN et PROBST. Ajoutons que le Département fédéral de l'intérieur a bien voulu autoriser la commission de la table suisse de Naples et de Roscoff, dont M. H. BLANC est le président, à acheter chez ZEISS un microscope stéréoscopique à préparer, pour la station de Naples. Espérons qu'un pareil instrument pourra être aussi acquis pour la station de Roscoff.

* * *

Notre Société compte aujourd'hui 135 membres. Nous avons à enregistrer une démission.

Malheureusement, un des membres les plus zélés et les plus réguliers à nos assemblées, M. Fischer-Sigwart, de Zofingue, n'est plus des nôtres. Né en 1842, il est mort le 23 juillet 1925, après une vie laborieuse en grande partie vouée à l'étude de la nature. C'était un naturaliste de vieille roche, s'occupant avec succès des branches les plus diverses des sciences naturelles de notre pays. Sa vie nous est contée en termes charmants dans les Actes de la S.H.S.N. par son ami M. le professeur F. Zschokke. Un jeune zoologiste, plein de promesses, M. H. Obermayer (de Bâle), est également mort l'année dernière.

Je termine mon rapport en vous souhaitant encore une fois une cordiale bienvenue et en vous remerciant d'être venus si nombreux à notre Assemblée. J'espère que vous remporterez tous de cette réunion un agréable souvenir.

2. Rapport du trésorier et des commissaires-vérificateurs.

M. R. de Lessert donne lecture du rapport financier pour l'exercice 1925:

	Recettes	Dépenses
Solde caisse trésorier 1924	Fr. 263,09	
Solde chez MM. Pictet & C°	» 1.667,—	
Cotisations 1925	» 758,95	
Intérêts sur titres	» 243,40	
Subvention fédérale à la *Revue suisse de Zoologie* par l'intermédiaire de la S. H. S. N.	» 2.500,—	
Frais généraux		Fr. 283,65
Subventions		» 1.200,—
Solde à nouveau caisse trésorier . . .		» 224,79
Solde à nouveau chez MM. Pictet & C°		» 1.224,—
Subvention fédérale remise au Directeur de la *Revue suisse de Zoologie* . . .		» 2.500,—
Somme égale	Fr. 5.432,44	Fr. 5.432,44

Il reste donc un solde de Fr. 1.448,79 dont l'Assemblée aura à décider l'emploi.

Le dossier de la Société chez MM. Pictet & C° se compose actuellement de:

8 obl. 4½ % Ville de Genève,
10 obl. 3 % Chemins de fer Danube-Save-Adriatique,
1 Bon de Dépôt de la Banque de Dépôts et de Crédit 6 % à 5 ans de Fr. 100,—.

M. Fuhrmann lit le rapport des commissaires-vérificateurs.

Mis aux voix, ces deux rapports sont adoptés par l'Assemblée.

3. Réception de nouveaux membres.

Mlle Anne-Marie DuBois, lic. ès sciences, présentée par MM. Guyénot et Pictet; M. le Dr Rob. Wiesmann, de Horgen, présenté par MM. Hescheler et Strohl; MM. Félix Béguin, directeur de l'Ecole Normale de Neuchâtel, Georges DuBois et Max Ruttimann, présentés par MM. Fuhrmann et Delachaux, sont reçus membres de la Société.

4. Subventions.

M. Fuhrmann donne lecture de la lettre que M. le Dr J. Carl de Genève adresse au Comité de la Société zoologique suisse, pour demander une subvention qui l'aidera dans le voyage qu'il va entreprendre. M. Fuhrmann donne ensuite un aperçu du plan de travail élaboré par M. Carl, dont voici le thème et l'historique.

Dans la séance du 12 juillet 1925, la commission pour la Bourse fédérale de voyages d'études a choisi à l'unanimité, parmi les 14 candidats qui se sont présentés, M. J. Carl, auquel revient donc la Bourse de 5200 francs.

Le programme de son voyage comporte une étude faunistique méthodique des massifs montagneux de l'Inde méridionale. M. Carl a choisi cette région parce qu'elle est assez facilement accessible et d'une structure orographique simple et claire. C'est la lecture de l'ouvrage de M. Fritz Sarasin « *Ueber die Geschichte der Tierwelt von Ceylon* » qui a fait naître en lui l'idée d'explorer ces régions.

Ses recherches porteront surtout sur les groupes d'Animaux invertébrés, comme les Diplopodes, Arachnides, Isopodes terrestres, Planaires terrestres, Oligochètes, etc. Tous ces groupes sont particulièrement importants pour l'étude de la distribution géogra-

phique. Ces recherches serviront à résoudre un certain nombre de questions zoogéographiques du plus haut intérêt. En effet, le Sud des Indes avec sa large base, le rattachant au continent asiatique, possède un nombre fort considérable de formes endémiques. Mais, il existe surtout des relations faunistiques intéressantes avec Ceylan d'abord, puis avec Malacca, les Iles de la Sonde, ainsi qu'avec l'Afrique, Madagascar, les Seychelles, et même avec l'Amérique du Sud, l'Australie et la Nouvelle-Zélande.

De son voyage, M. Carl rapportera certainement des résultats d'une très grande importance, étant donné l'expérience que possède déjà ce savant. C'est pourquoi, sur le préavis de son caissier, le comité annuel propose d'allouer à M. Carl la somme de 1000 francs.

Cette proposition est acceptée à l'unanimité.

5. Bibliographie suisse.

Une circulaire a été adressée aux sociétés savantes par la Bibliothèque nationale, afin de créer une bibliographie nationale pouvant remplacer le Catalogue de littérature scientifique de Londres, qui a dû interrompre son travail par suite de manque d'argent, et a cessé de paraître.

Cette bibliographie comprendrait tous les ouvrages concernant la Suisse, tous les travaux parus en Suisse, publiés par des savants suisses ou étrangers et tous les travaux publiés à l'étranger par des savants suisses.

M. Bedot nie l'utilité que peut présenter un travail de ce genre et propose de subventionner le Concilium Bibliographicum plutôt que de créer un organe nouveau, coûteux et n'ayant guère qu'un but nationaliste.

M. Pictet est de l'avis de M. Bedot. Toutefois, si l'assemblée se prononçait favorablement pour cette bibliographie, il propose de demander le concours de M. Ferriere, qui s'occupe actuellement de la bibliographie entomologique.

M. Hofmänner croit à un malentendu. Pour lui cette bibliographie, proposée par la Bibliothèque nationale, ne servira qu'à remplacer momentanément le Catalogue scientifique de Londres, qui est supprimé actuellement, et pourra être utile lorsqu'on voudra reprendre cette publication.

M. STECK ne voit pas non plus l'utilité d'un travail tel que l'entend la Bibliothèque nationale, travail qui ferait en quelque sorte double emploi avec le Concilium Bibliographicum. Il préconise plutôt l'établissement d'une bibliographie de la faune suisse, mais fait remarquer que cet ouvrage ne cite que les travaux parus jusqu'en 1900, ce qui obligerait le travailleur à rechercher la bibliographie de 25 années.

Différents orateurs prennent encore la parole et la décision est prise de s'entendre le lendemain avec M. STROHL, directeur du Concilium Bibliographicum, au sujet de la marche à suivre.

(M. STROHL, n'étant pas venu le lendemain, dimanche, la question n'est pas résolue et sera réglée par le nouveau comité annuel.)

6. ELECTION DU COMITÉ POUR 1926.

La prochaine assemblée générale aura lieu à Berne. Le Comité suivant est élu:

Président: F. BALTZER
Vice-Président: F. BAUMANN.
Secrétaire: G. FANKHAUSER.

M. R. DE LESSERT conserve les fonctions de Caissier et Secrétaire général.

Comme vérificateurs des comptes, sont réélus MM. ANDRÉ et MORTON.

7. DIVERS.

Le président lit une lettre de MM. BAUDIN et PROBST, demandant l'achat d'oculaires et d'objectifs, pour le statif de microscope que possède la Société zoologique suisse au Laboratoire de Roscoff.

M. FUHRMANN annonce qu'une dépense de 126 fr. 90 serait nécessaire pour l'achat de ces objets. La question est soumise à l'assemblée.

Différents membres sont entendus, s'opposant tous à cette dépense, alléguant que cet état de choses existe depuis 20 ans à la Station de Naples et le fait que l'air marin détériore très facilement ces objets. L'assemblée décide de n'acheter ni objectifs ni oculaires, mais M. le professeur BLANC est prié d'avertir ceux qui iront travailler à Roscoff qu'ils aient à se munir des accessoires nécessaires à leurs recherches.

I. SÉANCE SCIENTIFIQUE

Le programme établi par le Comité est modifié pour permettre à M. Pézard, directeur-adjoint à l'Ecole des Hautes-Etudes de Paris, d'entretenir l'assemblée des derniers résultats qu'il a obtenus dans ses très intéressantes recherches sur la greffe des glandes sexuelles chez les Oiseaux et les problèmes de la Biologie générale. Les conférenciers qui n'ont pas eu le temps de présenter leur communication ont eu l'amabilité de nous en donner un résumé.

Communications.

1. M. R. Menzel : *Die Thee-Capside, Helopeltis antonii Sign., und ihre Parasiten* (avec projections et démonstrations.)
2. M. A. Pictet : *La proportion sexuelle dans la descendance de races croisées* (avec projections).

A 7 h. 30, un repas plein d'entrain rassemble les participants à l'Hôtel du Poisson à Auvernier. Prennent la parole MM. le Dr Georges Borel et M. Godet, directeur de la Station viticole d'Auvernier, qui nous invite à visiter l'Ecole de viticulture. L'assemblée se lève et suit ses aimables amphitryons dans les salles et les caves de l'école où elle goûte aux différents crus qu'offre avec cordialité le Directeur.

II. SÉANCE SCIENTIFIQUE.

Dimanche 11 avril.

à l'auditoire des Lettres de l'Université.

Ouverture de la séance à 8 heures et quart. Une soixantaine de personnes assistent à la séance.

1. M. M. Thiébaud : *Notes sur les Entomostracés des environs de Bienne.*
2. M. H. Stauffacher : *Pocken und Guarnierische Körperchen* (avec démonstrations).

3. M. F. Baltzer: *Neue Versuche über Geschlechtsbestimmung bei Bonellia* (avec projections).
4. M. Pézard: *La greffe des glandes sexuelles chez les Oiseaux et les problèmes de la Biologie générale* (avec projections et démonstrations).
5. M. Pictet: *Localisation dans une région du Parc national d'une race constante de Papillons exclusivement composée d'hybrides.*

Le Président lève la séance à une heure, et la société va dîner à l'hôtel du Soleil. Le président remercie les conférenciers de même que tous les membres qui sont venus à notre assemblée. M. A. Borel Conseiller d'Etat, prend la parole, ainsi que M. Baltzer qui remercie le comité annuel et espère que les membres de la Société se rendront nombreux à Berne en 1927.

Le Secrétaire: G. Mauvais.

Le Président: O. Fuhrmann.

LISTE DES MEMBRES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

(10 Avril 1926)

Président d'honneur :

BLANC, H., Prof., Dr. Avenue des Alpes 36, Lausanne.

A. Membres à vie.

GANDOLFI HORNYOLD (de), Prof. Dr, Museo Naval, San Sebastian (Espagne).
JANICKI, C., Prof., Dr, Institut de Zoologie, Varsovie (Pologne).
*WILHELMI, J., Prof., Dr, Landesanstalt für Wasserhygiene, Berlin-Dahlem.

B. Membres ordinaires.

ANDRÉ, E., Prof., Dr, Délices 10, Genève.
*BAER, J.-G., Dr, Rue de Hollande, 14, Genève.
BALTZER, F., Prof., Dr, Zoolog. Inst. der Universität, Bern.
BARBEY, Aug., Dr, Expert-Forestier, Bel Coster, Chemin du Levant, Lausanne.
*BAUDIN, L., Dr, Villa du Mont-Tendre, Route du Mont, Lausanne.
BAUMANN, F., Prof., Dr, Zoolog. Institut, Bern.
BAUMEISTER, L., Dr, Strassburgerallee 15, Basel.
BEDOT, M., Dr, Directeur du Museum d'Histoire naturelle, Genève.
BEGUIN, F., Dr, Directeur de l'Ecole normale, Neuchâtel.
*BIGLER, W., Dr, Gundeldingerstrasse 147, Basel.
BLOCH, J., Prof., Dr, Gärtnerweg 54, Solothurn.
BLOCH, L., Dr, Bahnhofstrasse 15, Grenchen, Solothurn.
BLOME, A., Elsässerstrasse 44, Basel.
BOLLINGER, Dr. G., Lehrer, 132, Unt. Rheinweg, Basel.
BOSSHARD, H., Prof., Dr, Weinbergstrasse 160, Zürich 6.
BRETSCHER, K., Dr, Weinbergstrasse 146, Zürich 6.

*Bugnion, Ed., Prof., Dr, Villa La Luciole, Aix-en-Provence (France).
Burckhardt, Gottl., Dr, Hirzbodenweg 98, Basel.
Burg von, G., Bez.-Lehrer, Olten.
Büttikofer, John, Dr, Hallwylstrasse 32, Bern.
Carl, J., Priv.-Doc., Dr, Museum d'Histoire naturelle, Genève.
Chappuis, P.-A., Université, Cluj (Roumanie).
Cuony, Jean-Auguste, pharmacien, Fribourg.
Daiber, Marie, Dr, Prof., Prosektor, Krähbühlstr. 6, Zürich 7.
Delachaux, Th., Dr, Prof. au Gymnase, Vieux Châtel 17, Neuchâtel.
Dohrn, R., Prof., Dr, 92 Via Crispi, Naples (Italie).
*Donatsch, Franz, St. Moritz, Graubünden.
*DuBois, Anne-Marie, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*DuBois, G., Laboratoire de Zoologie, Université, Neuchâtel.
Duerst, J. Ulr., Prof. Dr, Universität, Bern.
Eder, L., Dr, Lehrer, Spalenring 67, Basel.
Engel, A., Champ-fleuri, Lausanne.
Escher-Kündig, J., Dr, Gotthardstrasse 35, Zürich 2.
Faës, H., Dr, Petit-Montriond, Lausanne.
*Fankhauser, G., Dr, Zoolog. Institut, Bern.
Favre, J., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Ferrière, Ch., Dr, Musée d'Histoire naturelle, Berne.
Forcart, L., cand. phil., St. Jakobstrasse 6, Basel.
Forel, Aug., Prof., Dr, Yvorne (Vaud).
Frey-Stämpfli, Ruth, Dr, Donnerbühlweg 12, Bern.
Fuhrmann, O., Prof., Dr, Université, Neuchâtel.
Geigy, R., cand. phil., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Gisi, Julie, Dr, Lehrerin a. d. Töchterschule, Spalenring 103, Basel.
Guyénot, E., Prof., Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Haberbosch, P., Dr, Bezirksschule, Baden.
Hämmerli-Boveri, Frau, Dr Victoire, Chur.
Handschin, Ed., Dr, Priv.-doc., Zool. Institut d. Universität, Basel.
Heitz, A., Dr, Lehrer, Batterieweg, Basel.
Helbing, H., Dr, Sek.-Lehrer, Friedensgasse 33, Basel.
Hescheler, K., Prof., Dr, Zool. Inst., Universität, Zürich.
Hofmänner, Barthol., Dr, Prof. au Gymnase, Parc 26, La Chaux-de-Fonds.
*Hoffmann, K., Dr med., Albananlage 27, Basel.
*Huber, O., Dr, Palmenstrasse 26, Basel.
Jegen, G., Dr, Eidgen. Versuchsanstalt, Wädenswil.
Keiser, Fred., Dr, Zoolog. Institut, Basel.
Keller, H., Lehrer, Pratteln.
Knopfli, H., Dr, Stauffacherstr. 9, Zürich.
*Kuenzi, W., Dr, Naturhistorisches Museum, Bern.
Küpfer, Max, Prof., Dr, Klausstrasse 20, Zürich 8.
Lagotala, H., Prof., Dr, Arsenal, Genève.
Landau, E., Prof., Dr, Universität, Kowno (Litauen).
*La Roche, R., Dr, Rheinfelden.

LEBEDINSKY, N. G., Prof., Dr, Institut de Zoologie, Albertstrasse 10, Université, Riga.
*LEHMANN, F., Dr, Gemeindestr. 25, Zürich 7.
LESSERT (de), R., Dr, Buchillon (Vaud).
LEUZINGER, H., Dr, Châteauneuf près Sion (Valais).
LINDER, C., Prof., Dr, Caroline 5*b*, Lausanne.
MATHEY-DUPRAZ, C.-A., Prof., Colombier.
*MAUVAIS, G., Lab. de Zool. de l'Université de Neuchâtel.
MENZEL, Richard, Dr, Theeproefstation, Buitenzorg, Java.
*MENZI, J., Dr, Wiedingstrasse 44, Zürich 3.
MERMOD, G., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
MEYER, Frieda, Dr, Weiningerstrasse 27, Dietikon (Zürich).
MONARD, A., Prof., Dr, La Chaux-de-Fonds.
*MONTET, Gabrielle, Dr, La Tour-de-Peilz, Vevey (Vaud).
MORTON, W., Vieux-Collonges, Lausanne.
MÜLLER, R., Dr, Lehrer, Villettenstrasse 20a, Muri bei Bern.
MURISIER, P., Dr, Lab. de Zool. de l'Université, Lausanne.
MUSY, M., Prof., Dr, rue de Morat 245, Fribourg.
NAEF, A., Prof., Dr, Aquario, Naples.
*NAVILLE, A., Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
NEERACHER, F., Dr, Unterer Rheinweg 144, Basel.
NOLL-TOBLER, H., Dr, Glarisegg bei Steckborn.
*PERRET, E., Dr, La Chaux-de-Fonds.
PEYER, Bernh., Dr, Steigstrasse 76, Schaffhausen.
PICTET, Arnold, Dr, Priv.-Doc., route de Lausanne 102, Genève.
*PIGUET, E., Prof., Dr, rue de la Serre, Neuchâtel.
*PITTET, Léon, Dr méd., La Chassotte près Fribourg.
*PONSE, Kitty, Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
PORTMANN, Ad., Dr, Zool. Inst. Universität, Basel.
*REICHEL, M., Zool. Inst. Universität, Neuchâtel.
REICHENSPERGER, Aug., Prof., Dr, Zoolog. Institut, Universität (Pérolles), Freiburg.
REVERDIN, L., Dr, Assistant, Labor. anthropologie Université, route de Chêne, Genève.
REVILLIOD, Pierre, Dr, Ass., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
RIS, F., Dr, Direktor, Rheinau (Zürich).
ROBERT, Henri, Dr, Glion (Vaud).
*ROSEN, F., Dr, rue Blaise-Degoffe, 6, Paris.
ROTHENBÜHLER, H., Dr. Gymn.-Lehrer, Thunstrasse 53, Bern.
ROUX, Jean, Dr, Naturhist. Museum, Basel.
RUBELI, O., Prof., Dr, Alpeneckstrasse 7, Bern.
*RUTTIMANN, Max, Laboratoire de Zoologie, Université, Neuchâtel.
SARASIN, Fritz, Dr, Spitalstrasse 22, Basel.
SARASIN, Paul, Dr, Spitalstrasse 22, Basel.
SCHÄPPI, Th., Dr, Sprensenbühlstrasse 7, Zürich.
SCHAUB, S., Dr, Kleinhüningerstr. 188, Basel.
*SCHENKEL, E., Dr, Lenzgasse 24, Basel.

Schmassmann, W., Dr, Bezirkslehrer, Liestal.
Schneider, Gust., Präparator, Grenzacherstrasse 67, Basel.
Schneider-Orelli, O., Prof., Dr, Entomolog. Institut der Eidgen. techn. Hochschule, Zürich.
Schopfer, W. H., Rue Muzy, 15, Genève.
Schotté, O., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
*Schraner, Ernst, Dr, Tillierstrasse 50, Berne.
Schulthess-Schindler (v.), A., Dr, Wasserwerkstr. 53, Zürich.
Schweizer, J., Dr, Lehrer, Birsfelden (Baselland).
*Seiler, J., Prof., Dr, Schlederlohe b. /München, Post Wolfratshausen.
*Smith, J., Rev., Delsbergerallee 27, Basel.
*Stauffacher, H., Prof., Dr, Frauenfeld.
Steck, Theodor, Dr, Stadtbibliothekar, Bern.
Stehlin, H. G., Dr, Naturhist. Museum, Basel.
Steiner-Baltzer, A., Dr, Gymn.-Lehrer, Rabbentalstrasse 51, Bern.
Steiner, G., Priv.-Doc., Dr, Bureau of Plant Industry, Agricultural Department, Washington.
Steiner, H., Dr, Universitätsstrasse 65, Zürich 6.
Steinmann, P., Dr, Prof. a. d. Kantonsschule, Aarau.
Stingelin, Theodor, Dr, Bez.-Lehrer, Olten.
Stohler, R., cand. phil., Aeschenvorstadt 57, Basel.
Strasser, H., Prof., Dr, Anat. Institut, Bern.
Strohl, J., Prof., Dr, Zool. Institut, Universität, Zürich.
Surbeck, G., Dr, Schweiz. Fischereiinspektor, Wabernstr. 14, Bern.
Theiler, A., Prof., Dr, Kantonsschule, Luzern.
Thiébaud, M., Prof., Dr, Faub. du Lac 14a, Biel.
Vonwiller, P., Dr, Prosektor a. d. Anatomie, Zürich 7.
Walter, Ch., Dr, Lehrer, Eulerstrasse 59, Basel.
Weber, Maurice, Dr, Trois Rods s. Boudry (Neuchâtel).
Wettstein, E., Prof., Dr, Attenhoferstrasse 34, Zürich 7.
Wiesmann, R., Dr, Pfarrhaus, Horgen.
Witschi, E., Dr, Priv.-Doc., Zool. Institut d. Universität, Basel.
*Zehntner, L., Dr, Reigoldswil (Basel Land).
Zschokke, F., Prof., Dr, Universität, Basel.

Les membres dont le nom est précédé d'un *, ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Vol. 33, nº 1 — Janvier 1926.

Travaux du Laboratoire de Zoologie et Anatomie comparée
de l'Université de Genève

Système nerveux et régénération chez le Triton.

ACTION GLOBALE DES NERFS

PAR

Oscar SCHOTTÉ

Assistant au Laboratoire de Zoologie et Anatomie comparée
de l'Université de Genève.

Avec 75 figures dans le texte.

SOMMAIRE

PREMIÈRE PARTIE

Effets de la suppression globale de l'innervation sur la mise en train des phénomènes régénératifs des pattes antérieures et postérieures.

§ 1. La régénération normale des pattes de Tritons.
§ 2. Comportement général d'une patte amputée, privée de son innervation.
§ 3. Contrôle et méthodes d'observation.

Chapitre I.

Suppression de l'innervation et amputations simultanées des pattes.

A. *Opérations sur les pattes antérieures.*

§ 1. Définition des niveaux de section des branches du plexus et des niveaux d'amputation.
§ 2. Série A I. Section simple des nerfs du plexus.
§ 3. Série A II. Résection d'un tronçon médian du plexus, amputations à niveau invariable, chez différentes espèces de Tritons.
§ 4. Série A III. Résection d'un tronçon médian du plexus, amputations à des niveaux variables.
§ 5. Série A IV. Résection d'un tronçon proximal du plexus, amputations à des niveaux variables.

B. *Opérations sur les pattes postérieures.*

§ 6. Série A V. Résection d'un tronçon médian du plexus crural.
§ 7. Série A VI. Résection d'un tronçon proximal du plexus crural.
§ 8. Récapitulation:
a) influence de la saison;
b) influence du niveau d'amputation;
c) influence du niveau de section du plexus.

Chapitre II.

Le traumatisme opératoire peut-il inhiber la régénération ?

§ 1. Hypothèses de Hines et de Goldfarb.
§ 2. Critique de ces hypothèses.
§ 3. Vérification expérimentale de l'action des traumatismes opératoires.
§ 4. Influence des traumatismes vasculaires.

Chapitre III.

Suppression de l'innervation et amputation retardée des pattes.

§ 1. Série B I. Résection d'un tronçon médian du plexus, amputations retardées dans le zeugopode.

AVANT-PROPOS

Lorsqu'en décembre 1920, Monsieur le Professeur Guyénot m'engagea à entreprendre une revision de la question de l'influence du système nerveux sur la régénération des membres de Tritons, il s'agissait alors, dans mon esprit, d'une simple mise au point qui devait résoudre, dans un sens ou dans l'autre, la controverse existant entre partisans et adversaires d'une action spécifique des nerfs sur la régénération.

La recherche, entreprise d'emblée sur la base d'un très nombreux matériel, m'a aussitôt révélé qu'il ne pouvait être question d'une mise au point, mais que tout restait à faire. Contrairement aux apparences, en effet, la controverse entre Goldfarb et Walter n'avait pas reçu de solution définitive. Malgré l'erreur commise par Goldfarb, ce savant avait formulé des objections d'une valeur indiscutable, basées, en partie, sur des faits soulevant des difficultés auxquelles personne n'avait donné de réponse satisfaisante. Aussi toute la question s'est-elle présentée à l'esprit des savants les plus autorisés comme non résolue.

La lecture des travaux de mes devanciers et mes premiers résultats m'ont fait comprendre qu'il ne suffisait pas de refaire sur un grand nombre d'individus les expériences des premiers auteurs. Tout pénétré de la valeur des objections de Goldfarb, j'ai repris l'étude de la question sur des bases nouvelles et j'ai essayé de donner une véritable démonstration de l'action exercée par le système nerveux sur la régénération. Sachant qu'un résultat expérimental n'est pas nécessairement une réponse spécifique à l'intervention opératoire, je me suis entouré de garanties multiples. Mais si je pouvais ainsi espérer obtenir une solution définitive du problème, ce dernier, en apparence fort simple, s'est révélé très complexe.

La démonstration de l'action du système nerveux, considéré dans son ensemble, sur la régénération des membres impliquait, comme corollaire, la résolution du problème de l'action des nerfs mixtes sur la réalisation de la forme du régénérat, c'est-à-dire de leur action morphogène. L'importance de cette question et les nombreuses expériences entreprises pour sa solution m'obligeront à lui

consacrer un mémoire spécial, tandis que dans la présente publication le problème sera simplement posé.

Ce mémoire représente une partie d'une recherche qui est poursuivie depuis plus de 4 ans dans le Laboratoire de Zoologie et Anatomie comparée de l'Université de Genève, sous la savante direction de Monsieur le Professeur Emile GUYÉNOT.

Ce maître, qui a introduit à Genève les méthodes de la Biologie expérimentale moderne, n'a cessé d'exercer sur la formation de mon esprit scientifique la plus heureuse des influences. Je voudrais insister sur le fait que si ce travail a abouti à des résultats satisfaisants, je le dois surtout à ses conseils et à la rigueur de sa méthode expérimentale.

Je ne saurais non plus oublier le très grand honneur qu'il m'a fait, lorsque, dans les circonstances les plus tragiques de ma vie, il a bien voulu m'accueillir dans son Laboratoire en qualité d'assistant.

Les remerciements que l'on prodigue habituellement en pareilles circonstances ne sauraient, dans mon cas, qu'imparfaitement traduire tous les sentiments de gratitude et d'affection que j'éprouve à l'égard de mon Maître, dont je suis heureux de subir encore l'influence si exceptionnellement féconde.

Je dois des sincères remerciements également à mes camarades les Docteurs André NAVILLE et Mlle K. PONSE qui m'ont souvent aidé de leurs conseils éclairés.

I. Historique.

Avant d'aborder la question de l'influence du système nerveux sur la régénération, chez les Batraciens, il n'est pas inutile de jeter un coup d'œil d'ensemble sur les travaux relatifs au même problème général et qni ont été effectués sur les Invertébrés [1].

L'importance de ce problème n'a pas échappé aux chercheurs qui ont entrepris l'étude expérimentale des phénomènes régénératifs

[1] Bien que les travaux faits sur les Invertébrés n'intéressent pas directement le sujet qui nous occupe ici, j'ai cru utile d'en faire une revision, parce que beaucoup de travaux sont tombés dans l'oubli et que d'autres ont été systématiquement, semble-t-il, omis ou ignorés. Ceci est, en particulier, le cas de certains travaux de GOLDFARB, sur les Invertébrés, que je n'ai trouvés cités nulle part dans la littérature.

et, depuis la fin du 18me siècle jusqu'à nos jours, cette question a occupé une part importante dans tous les traités de Biologie.

Il faut, au point de vue qui nous occupe, distinguer d'une part, l'influence générale du système nerveux sur la régénération qui semble être de nature très différente suivant les groupes zoologiques, et, d'autre part, l'action morphogène, spécifique, que les centres nerveux peuvent exercer sur les phénomènes de différenciation et qui se manifeste, avant tout, par la production d'hétéromorphoses.

D'une façon générale, en ce qui concerne le premier problème, il semble que la présence du système nerveux soit nécessaire pour la régénération chez les Echinodermes et les Vers; cette relation reste douteuse, jusqu'à preuve du contraire, chez les Mollusques, tandis que les Tuniciers paraissent capables de régénération étendue en l'absence du ganglion nerveux.

Il paraîtrait superflu d'envisager le rôle du système nerveux, chez les Protozoaires, où il n'existe aucun appareil de ce genre morphologiquement différencié, si certains auteurs n'avaient tiré argument de la capacité régénérative de ces organismes pour nier toute influence du système nerveux sur la régénération. Il est évident que cette conclusion est abusive et, qu'à ce point de vue, les conditions de régénération d'un Protozoaire, d'un œuf et d'un Métazoaire, ne sont nullement comparables. On trouve, chez ce dernier, un système d'appareils différenciés, entre lesquels existent des corrélations qui font que le problème de la régénération se présente d'une tout autre manière. C'est d'ailleurs dans des questions de ce genre que toute généralisation hâtive est défectueuse et qu'il importe avant tout de ne pas conclure d'un groupe zoologique à un autre [1].

§ 1. *Système nerveux et régénération chez les Invertébrés.*

a) *Chez les Echinodermes*, des résultats positifs ont été obtenus par Miss H. King, Morgulis et H. Przibram.

King (1900) sépare, par une section du bras, perpendiculaire à l'axe médian d'*Asterias glacialis*, la partie supérieure (aborale)

[1] A ma connaissance, aucun travail n'a été entrepris sur l'action du système nerveux dans la régénération des Coelentérés et aussi des Eponges.

de la partie inférieure (orale); seule cette dernière est apte à régénérer la partie aborale du bras. Du fait que c'est dans la partie orale que se trouve logé le système nerveux radiaire, H. D. King en conclut que ce dernier est indispensable à la réalisation des processus régénératifs des Astérides.

Parallèlement, sur les Crinoïdes, H. Przibram (1901) montre que le calice peut bien régénérer le disque, mais que l'inverse n'est pas réalisable; or le système nerveux se trouve être localisé, chez ces animaux, dans le calice. L'auteur ne conclut cependant pas à une action spécifique, formative, du système nerveux sur la régénération de ces animaux, mais admet simplement que l'action du système nerveux se ramène à une action favorisante de la croissance.

Dans ses recherches sur les Ophiurides, S. Morgulis obtient des résultats intéressants avec *Ophioglypha lacertosa* (1912). Il supprime le nerf radial jusqu'à l'anneau nerveux dans une première série d'expériences. Dans une deuxième série, il interrompt simplement les connections du nerf radial avec l'anneau nerveux se trouvant dans le disque. Les deux séries montrent que « là où le nerf est absent à la surface d'amputation il n'y a pas de régénération; là où les rapports entre le système nerveux dans son ensemble et les nerfs radiaires ont été simplement interrompus, la régénération a lieu, mais le régénérat se trouve être diminué ».

Contrairement aux auteurs précédents, Goldfarb adopte une attitude négative. Il critique (1909) les résultats de H. D. King et, fidèle à sa théorie des actions traumatiques intervenant comme facteur d'inhibition de la régénération, il essaye de démontrer que l'intervention opératoire, nécessaire pour pratiquer la destruction du système nerveux dans le bras d'une Astéride, est suffisante, par elle-même, pour empêcher la régénération de ce dernier.

b) *Système nerveux et régénération chez les Vers.*

Une première série de travaux porte sur les Turbellariés. Chez *Dendrocoelium lacteum,* Lillie (1900) montre que la présence du cerveau semble être indispensable pour une régénération normale de cette Planaire.

La même année, R. Monti observe que des fragments de Polyclades contenant les ganglions céphaliques régénèrent avec une vitesse plus grande que ceux qui en sont dépourvus.

Un fait comparable fut signalé par Mlle L. V. MORGAN (1905), mais avec plus de précision: chez *Leptoplana littoralis*, les segments renfermant les ganglions céphaliques régénèrent rapidement. Par contre, les fragments privés de ces centres nerveux ne régénèrent pas les parties enlevées ou ne le font que partiellement.

Chez la même *Leptoplana* et chez *Cestoplana*, C. M. CHILD trouve (1904-1906) que la régénération de ces animaux peut se produire en l'absence des ganglions cérébroïdes, sauf dans la région céphalique. Bien que des parties privées de toute communication avec les ganglions cérébroïdes puissent régénérer très complètement, il semble, cependant, que ces régénérats soient incapables de subsister. CHILD est ainsi amené, comme PRZIBRAM, à l'opinion que le système nerveux n'exerce pas d'influence « formative » sur la régénération, mais seulement une influence sur le fonctionnement général. L'action du système nerveux sur la régénération serait, dans ce cas, beaucoup plus indirecte que spécifique et morphogène.

Plus récemment, Mlle D.-J. LLOYD (1914) trouve, au contraire, chez *Gunda ulvae,* que la partie antérieure de ce Triclade marin ne peut pas régénérer en l'absence des ganglions céphaliques.

J.-M.-D. OLMSTED (1922) s'adresse aux Polyclades *(Planocera californica*, *Phylloplana littoricola* et *Leptoplana saxicola)* et trouve que ces trois espèces suivent dans la régénération la loi des Triclades; la partie antérieure, en avant du cerveau, est incapable de régénérer complètement, de même les parties postérieures sont incapables de régénérer si la section antérieure a enlevé le cerveau.

Contrairement à tous ces auteurs, J. GOLDFARB (1909), qui a fait également des expériences sur *Dendrocoelium lacteum*, est arrivé à des conclusions inverses. De recherches ayant consisté en sections pratiquées suivant divers niveaux, au-dessus ou en-dessous des ganglions cérébroïdes, et dans l'ablation de tout ou partie du cerveau, cet auteur conclut qu'il est improbable que la suppression du système nerveux soit la cause de l'absence ou du caractère incomplet de la régénération de la tête. En effet, dit-il, l'absence de ce même système nerveux ne peut pas empêcher la régénération de la queue; il estime que c'est le niveau de section et une certaine quantité de tissu antérieur qui sont plus importants que la présence du système nerveux.

Une autre série d'expériences fut entreprise sur les Annélides.

En 1902, Th. MORGAN présenta ses remarquables expériences sur

la régénération du Ver de terre *(Allolobophora)*, en rapport avec le système nerveux de cet animal. Il serait superflu de rapporter en détail ces expériences universellement connues et je ne fais que mentionner les résultats;

1° En l'absence des ganglions cérébraux, les premiers anneaux qui normalement se reconstituent très facilement, ne régénèrent plus;

2° La régénération des segments médians ou caudaux ne peut se faire que là où le cordon nerveux ventral est présent;

3° L'excision d'une partie médiane de ce cordon fait souvent apparaître des têtes régénérant à partir des bords libres du cordon nerveux interrompu.

Cependant, A.-J. GOLDFARB (1909), reprenant le travail de T.-H. MORGAN sur le Ver de terre, est arrivé à des conclusions bien curieuses. Après ablation du cordon nerveux ventral (auquel il attribue d'après RETZIUS une nature purement motrice(?)) et amputation de quelques segments antérieurs, il obtient dans 50 % des cas une régénération de la tête. D'autre part, des animaux qui n'avaient pas régénéré présentaient cependant une régénération du cordon nerveux et, dans beaucoup de cas, celui-ci avait atteint la surface d'amputation. Des recherches histologiques, faites par GOLDFARB, il ressort que le cordon nerveux régénéré se couvre d'un capuchon entièrement clos et une formation de ce genre ne saurait, d'après lui, influer sur la régénération de la tête. Il considère ce fait comme une nouvelle preuve de l'indépendance des phénomènes régénératifs vis-à-vis du système nerveux.

Il est étonnant que cette partie de l'important travail de GOLDFARB ne se trouve relatée nulle part dans la bibliographie et que personne n'ait jugé nécessaire de vérifier les faits très curieux qu'avance cet auteur.

J. NUSSBAUM (1908), d'autre part, confirme les vues de MORGAN au moyen d'expériences sur une Annélide polychète, *Nereis diversicolor*, et constate qu'après extirpation ou cautérisation du cordon nerveux, les anneaux amputés dans une région dépouvue de système nerveux ne régénèrent pas, tant que le cordon n'a pas été régénéré lui-même et n'est pas arrivé à la surface d'amputation.

Un travail de CARLGREN (1907), que je n'ai pu me procurer, mais que je cite d'après PRZIBRAM, portant sur *Prostoma dujardini*

(Tetrastemma ehrenbergi) aboutit à cette conclusion, semble-t-il, que les ganglions cérébroïdes sont indispensables pour la régénération de ces Némertiens.

c) *Système nerveux et régénération chez les Mollusques.*

Contrairement à ce que l'on trouve dans nombre de comptes rendus bibliographiques, le problème de l'influence du système nerveux ne fut pas envisagé par SPALLANZANI dans ses célèbres expériences sur la régénération. La lecture du *Programme ou précis d'un ouvrage sur les reproductions animales* montre que le problème n'est même pas ébauché. Toutefois, les résultats, alors si extraordinaires, que l'auteur obtint dans la régénération de la tête des Escargots, devaient nécessairement poser le problème de l'influence du système nerveux.

SPALLANZANI croyait que la tête pouvait encore être reformée après amputation complète, y compris celle du collier œsophagien. Ces résultats soulevèrent dans le monde entier un tel étonnement que beaucoup les accueillirent avec scepticisme. Il faut, en ce qui concerne la polémique qui en est résultée, distinguer deux ordres de faits. D'une part, l'existence, chez l'Escargot, d'une faculté régénératrice; d'autre part la question de savoir si le collier œsophagien peut ou non être impunément enlevé.

Une pléiade de chercheurs et d'amateurs s'essayèrent, avec un succès très variable, à l'étude de ce problème qui était devenu à la mode. Parmi eux, je citerai SCHÄFFER (1768), un officier suédois à Paris ROOS ou ROSE (1768), O.-F. MÜLLER (1768), LAVOISIER lui-même (1768). Les expériences de SÉNEBIER et de Charles BONNET, la même année, confirmèrent nettement les résultats de SPALLANZANI. Par contre, WARTEL (1768), SCHROETER (1771), VALMONT de BOMARÉ (1769), COTTE (1770-1774), MURRAY (1776) et enfin ADANSON (1768) s'obstinèrent à nier toute possibilité, pour l'Escargot, de régénérer sa tête, opinion dont le caractère erroné devait être parfaitement mis en évidence dans la suite.

Le deuxième problème était celui de savoir si la régénération pouvait se faire lorsque le système nerveux, représenté par le collier œsophagien, avait été réellement extirpé.

SPALLANZANI le croyait et, sur ce point, avait tort. Les travaux de SCARELLA et PUSINI (1769), de PRESCIANI (1778), PRATOLONGO (1780), GIRARDI (1782), CALDANI (1783) et enfin ABILDGAARD (1799)

montrèrent qu'après l'extirpation réelle du collier œsophagien les animaux meurent; de ce fait, la présence du système nerveux se révèle indispensable pour la régénération de la tête des Escargots. D'ailleurs, Schweigger (1820), examinant les animaux opérés par Spallanzani au Musée de Pavie, constata que le collier œsophagien de ces animaux était resté intact.

En résumé, si le pouvoir régénérateur de la tête ne fait pas de doute, il est non moins certain qu'après ablation du système nerveux céphalique, les animaux meurent, si bien que la question de l'influence du système nerveux sur la régénération ne pouvait même pas être envisagée, du moins avec les méthodes qu'employaient ces anciens chercheurs.

La question tomba dans l'oubli jusqu'à ce que, beaucoup plus tard, Justus Carrière la reprit et publia, en 1880, un important mémoire dans lequel il démontra quelle avait été l'erreur de Spallanzani et des autres et constatait que, pour obtenir la régénération de la totalité de la tête, le collier péri-œsophagien était bien indispensable. Mais, pas plus que Spallanzani et les autres chercheurs, Carrière n'envisagea le problème de l'influence du système nerveux sur la régénération. Les indications bibliographiques qui parlent dans ce sens reposent sur une erreur manifeste et prouvent seulement que les auteurs n'ont pas lu le mémoire de Carrière [1].

D'autres expériences sur les Mollusques ont porté sur la régénération de l'œil en fonction du ganglion optique et ont été faussement généralisées sous la désignation de « régénération de l'œil en dépendance du système nerveux ». D'après Carrière, celui-ci resterait normal même après ablation du ganglion optique adjacent. Hankó, observa les mêmes résultats, sur *Nassa mutabilis*. Cet auteur se croit autorisé à en conclure que le système nerveux n'exerce, à ce point de vue, aucune action.

Ni les travaux de Hankó (1914), de Cerny (1907), de Techow (1911), ni ceux de König (1915) sur *Arion empiricorum* n'autorisent une pareille conclusion. Il est absolument certain que l'ablation du ganglion optique adjacent à l'œil n'implique nullement la suppression de toute communication avec le système ner-

[1] Le premier qui posa ce problème, et ceci d'une façon magistrale, est incontestablement J. T. Todd (1823) sur le travail duquel je reviendrai plus loin.

veux central. Il est étonnant que le fait que ce n'est pas le ganglion optique mais les ganglions cérébroïdes qui innervent le tentacule optique semble être méconnu par tout le monde. Le problème de l'action du système nerveux sur la régénération de l'œil des Mollusques ne se posera qu'au moment où l'on aura supprimé, par voie opératoire, les communications des ganglions cérébraux avec la partie terminale du tentacule oculaire. Jusqu'à présent, seul TECHOW a tenté l'opération, mais sans succès.

d) *Système nerveux et régénération chez les Tuniciers.*

Tandis que les expériences sur les Echinodermes et les Vers, aboutissent, dans l'ensemble, à des résultats positifs, celles effectuées sur des Mollusques à des résultats encore douteux, par contre les expériences sur les Tuniciers n'ont pas mis en évidence une influence nette du système nerveux sur la régénération.

Chez les Tuniciers, le pouvoir régénérateur est très étendu, ce qui est en rapport, sans doute, avec la très grande facilité de reproduction asexuée de ces animaux.

A. GIARD (1872) a observé la régénération très complète de *Morchelium argus* aux dépens de la base, dépourvue de toute la partie supérieure y compris le ganglion nerveux.

Par des sections transversales dans 3 régions du corps de *Circinalium concrescens*, M. CAULLERY (1895) a séparé ces Synascidies en trois parties correspondant toutes à des parties inférieures à la branchie et, partant, dépourvues de ganglion nerveux. La dernière section est pratiquée à la hauteur du cœur, presque dans le stolon. Or, les parties, ainsi privées de toute connection avec le système nerveux central, sont susceptibles de régénérer un animal complet.

H. DRIESCH (1902) amputant franchement dans le stolon de *Clavellina lepadiformis* constate qu'il y a encore régénération d'une Clavelline entière [1].

Comme, dans ces trois cas cités, les ganglions céphaliques se sont trouvés éliminés avec la partie amputée, il faut en inférer que, chez les Tuniciers, l'absence de ces ganglions n'inhibe pas la régénération à l'échelle organo-formative.

[1] On peut se demander si l'expérience faite dans ces conditions aux dépens d'un stolon qui, normalement, forme un nouveau système nerveux, a une valeur au point de vue de l'influence du système nerveux d'un organisme différencié.

Un travail plus moderne de Hirschler (1914) sur *Ciona intestinalis*, montre que, chez les Ascidies simples, la présence du sac viscéral est indispensable pour une régénération normale des autres parties du corps.

En 1920, enfin, S. Mikhaïloff a étudié la régénération du siphon oral et ses rapports avec le ganglion cérébroïde chez *Ciona intestinalis*. Il montre que, tandis que la régénération du siphon est normale en présence du ganglion, elle devient irrégulière, lorsque le ganglion cérébroïde est extirpé. Ainsi les tissus auraient bien une faculté propre de régénération, mais sans coordination les uns avec les autres. Les coordinations de croissance, tout au moins dans la régénération, se feraient, chez ces animaux, sous la dépendance du système nerveux.

e) *Système nerveux et régénération chez les Arthropodes.*

Tandis que les expériences précédentes visaient à établir si le système nerveux est nécessaire ou non pour la régénération, les expériences faites sur les Arthropodes ont posé un autre problème, celui de l'influence de certains centres sur la morphologie du régénérat. C'est C. Herbst qui inaugura cette série de recherches par des expériences qui ont eu un grand retentissement et sont devenues classiques (1896-1916).

Le célèbre auteur des *Formative Reize* constata qu'après simple ablation des yeux de Crustacés décapodes macroures ou brachyoures, ceux-ci régénèrent, dans tous les cas. Si, par contre, il enlève chez *Palaemon*, l'œil avec sa base dans laquelle se trouve logé le ganglion optique, il se forme, à la place de l'œil, une antenne. Une démonstration aussi élégante fut donnée par Herbst dans son expérience sur un brachyoure, *Porcellana*, chez lequel le ganglion optique se trouve être logé non plus dans le pédoncule optique, mais en profondeur, dans le céphalothorax. Chez cet animal, l'extirpation complète de l'œil avec son pédoncule — qui laisse intact le ganglion situé plus profondément — ne produit jamais une antenne, mais la régénération, si elle a lieu, aboutit toujours à la formation d'un œil.

Cette hétéromorphose du régénérat par suite de l'absence d'un centre nerveux a suggéré à Herbst l'idée d'une action spécifique et morphogène du système nerveux sur la régénération. La nature sensitive du ganglion optique, et le rapprochement du phénomène

observé avec certains faits tirés de la tératologie des Mammifères supérieurs, ont fait admettre à HERBST une théorie très intéressante, d'après laquelle les ganglions spinaux (des Vertébrés) seraient les agents actifs, non seulement dans la régénération, mais aussi dans la phase organo-formative de l'ontogénie. Par cette théorie, exposée avec beaucoup de vigueur, dans ses *Formative Reize* (1901), C. HERBST est devenu le chef d'une école qui compte plusieurs adeptes.

Toutefois, comme on l'a déjà dit plus haut, le problème de la morphologie du régénérat n'est pas à confondre avec celui de l'influence du système nerveux sur la régénération et le fait de supprimer le ganglion optique n'implique nullement la suppression de toute l'innervation.

A la suite de HERBST, Mlle M. J. STEELE (1907) étudia la régénération de l'œil de *Palaemonetes*, de *Pagurus* et de *Crangon* et constata soit l'absence de régénération, soit de très grandes irrégularités dans la formation des ommatidies; elle conclut que la régénération de ces éléments était largement influencée par la présence ou l'absence du ganglion optique.

Un autre auteur, V. JANDA (1913), fait quelques expériences sur *Stylopyga orientalis* et *Tenebrio molitor*. Les résultats obtenus sont très peu démonstratifs, mais semblent en accord avec une influence du système nerveux sur la production des hétéromorphoses chez les Arthropodes.

KŘIŽENECKY (1913) reprend, après JANDA, les opérations de ce dernier et constate qu'après l'ablation de l'œil, y compris le ganglion optique, il obtient un organe nouveau qui n'est ni un œil, ni une antenne et que l'auteur détermine comme étant un organe du tact.

Enfin, S. KOPEĆ rapporte, dans une publication récente (1923), des expériences faites sur des Insectes. Il ampute des pattes de chenilles et extirpe simultanément le ganglion correspondant du segment intéressé. Après cette opération, il constate une régénération du membre en tous points comparable à celle d'un membre témoin. Il en conclut que les membres des chenilles régénèrent tout à fait indépendamment du système nerveux.

En somme, si l'on récapitule les résultats rapportés, on voit que les expériences concluent à la nécessité de la présence du système nerveux pour la régénération chez les Vers et les Echinodermes.

Seul, Goldfarb s'est inscrit en faux contre cette conclusion des expériences; certains des faits qu'il a rapportés sont, du reste, assez troublants et on voit que, même dans ces cas favorables, la question reste malgré tout encore indécise.

Chez les Mollusques, toute la question est à reprendre, aucun travail n'ayant paru qui ait posé le problème avec netteté.

La différence de comportement d'un groupe zoologique à l'autre ressort de ce qui se passe chez les Tuniciers où l'on n'a constaté qu'une influence plus que problématique.

On voit qu'il n'est pas possible de formuler une conclusion générale et que le problème se présente certainement d'une façon différente, suivant le degré d'organisation et de coordination de chaque sorte d'organisme.

§ 2. *Système nerveux et régénération chez les Batraciens.*

a) *Système nerveux et régénération de la queue.*

Pour étudier l'action du système nerveux sur les processus régénératifs de la queue, D. Barfurth extirpa (1897) à des Axolotls adultes une rondelle de la colonne vertébrale de la queue avec tout son contenu nerveux et amputa simultanément la queue, environ 1 cm. plus distalement. Il ne faisait ainsi qu'interrompre les communications du système nerveux directement adjacent à la surface de section avec celui du reste de l'organisme. Le résultat de cette expérience fut une régénération normale de la queue, avant même que l'orifice creusé dans l'organe axial se soit refermé. Il en ressort que la continuité de tout le système nerveux n'est pas indispensable pour permettre la régénération de la queue.

Cet auteur refit, la même année, une expérience similaire en interrompant, en deux endroits, à l'aide d'une aiguille chauffée, les communications de l'extrémité de la queue avec le système nerveux central de têtards de *Rana fusca* et obtint, dans cette deuxième expérience, une régénération également normale.

E. Godlewski a abordé le problème de l'action du système nerveux sur la régénération de la queue des Tritons adultes. Il reprend, dans ce but, les expériences de Barfurth, en les perfectionnant sur plusieurs points (1904). Les expériences de Godlewski sont fondamentales et les auteurs qui les ont reprises depuis n'ont fait que les répéter, sans apporter de résultats véritablement nouveaux.

Ces expériences peuvent se résumer ainsi:

1° La destruction de la moelle épinière à l'aide d'une aiguille chauffée, introduite dans le canal rachidien, entraîne l'arrêt pur et simple de toute régénération jusqu'au rétablissement de la moelle épinière par régénération.

2° L'interruption de la continuité de la moelle épinière avec le reste du système nerveux (Barfurth) n'influe en rien sur la régénération de la queue, si toutefois la moelle épinière est présente à la surface d'amputation.

3° L'excision d'un bout médian du système axial permet la régénération de deux queues dirigées en sens inverse (polarité renversée).

4° La présence des ganglions spinaux intacts ayant été constatée par l'examen histologique près de la surface d'amputation, la régénération ne se produisant pas, par contre, en l'absence de la moelle épinière, Godlewski conclut que « les ganglions spinaux ne peuvent remplacer l'action formative des centres médullaires ».

5° Godlewski croit, sans l'admettre avec certitude, à l'action formative du système nerveux central.

Goldfarb (1909) reprit les expériences de Godlewski, sans apporter aucun fait nouveau, et aboutit de même à ce résultat qu'en l'absence de la moelle épinière la régénération de la queue est impossible. Toutefois, Goldfarb se défend de voir, dans ces résultats, la manifestation d'une action spécifique du système nerveux et attribue le résultat observé au fait qu'une importante portion de tissus est détruite par l'opération et que l'on obtient alors des conditions comparables à celles réalisées par G. Tornier (1906), en favorisant la régénération de la peau aux dépens des autres tissus de la queue. Comme dans les expériences de Tornier, Goldfarb voit dans l'inhibition du pouvoir régénérateur, lors de ses opérations, une « lutte de tissus », autrement dit une action pure et simple du traumatisme opératoire.

Mlle Piera Locatelli (1924) a complété ses expériences sur la régénération de la patte, en reprenant celles de Godlewski et de Goldfarb sur la queue. Comme ces auteurs, elle détruit la moelle épinière de la queue et introduit, en outre, dans le canal rachidien de la gutta-perca, pour empêcher la régénération trop précoce de la moelle. Mlle Locatelli montre que ce n'est pas la lésion des vertèbres qui peut être incriminée comme cause inhibitrice de la

régénération de la queue, une série d'opérations ayant été faite dans des conditions qui permettent d'éviter cette lésion. Le résultat, cependant, est toujours le même: la moelle épinière est indispensable à la régénération de la queue; en absence de la moelle, les ganglions spinaux, pourtant présents, ne peuvent assurer la mise en train des phénomènes régénératifs.

Il ressort de toutes les recherches rapportées que, pour la queue, la moelle épinière est un facteur indispensable de la régénération, cette dernière faisant défaut en son absence et réapparaissant lorsque la moelle a atteint la surface d'amputation par sa régénération propre.

b) *Système nerveux et régénération chez les Batraciens à l'état larvaire.*

Tandis que, comme on le verra plus loin, la question de savoir si le système nerveux est nécessaire pour permettre la régénération d'organes chez les Batraciens à l'état adulte était fortement controversée, les auteurs, ayant travaillé sur l'action du système nerveux dans la régénération des membres des larves, sont tous d'accord pour dénier à ce dernier toute action sur les processus régénératifs de ces jeunes organismes.

Cette unanimité est basée beaucoup plus sur des raisons théoriques que sur des faits expérimentaux convaincants.

Depuis 1895, en effet, W. Roux avait distingué dans la vie des organismes deux périodes: 1° une période de différenciation organogénétique (organische Ausgestaltung) qui correspondrait à la *période larvaire*, à déterminisme fonctionnel indépendant du système nerveux; 2° une période de différenciation fonctionnelle (funktionelle Ausgestaltung), dans laquelle le système nerveux exercerait une action dominante *(période adulte)*. Les auteurs qui admettaient l'action du système nerveux dans la régénération, chez les adultes, trouvaient ainsi tout naturel, en partageant le point de vue de Roux, que le système nerveux n'exerçât aucune action sur le même processus, chez les larves [1].

Quels sont les faits qui ont permis à cette opinion erronée de s'établir ?

[1] Mlle P. Locatelli continue, même dans ses publications de 1925, à professer cette opinion erronée bien qu'elle connaisse ma note (1923) dans laquelle j'ai pu démontrer expérimentalement l'inexactitude de ce point de vue.

Reprenant, en 1903, les expériences de son maître D. BARFURTH, RUBIN supprima tout le cerveau jusqu'au bulbe rachidien sur de très jeunes larves de *Rana fusca*, fraîchement extraites de l'enveloppe albumineuse. A ces larves anencéphales, il amputa simultanément l'extrémité de la queue. Le résultat de cette opération fut, dans tous les cas, une régénération normale de la queue, d'où RUBIN conclut qu'« à une certaine période précoce du développement, le cerveau et, probablement, aussi le système nerveux tout entier, n'exercent aucune action sur le processus de la régénération du reste du corps de la larve. »

Ces conclusions, formulées par RUBIN, dépassent de loin la valeur de ses expériences. En effet, comme dans les expériences de BARFURTH, le système nerveux est resté intact à la surface d'amputation de la queue et a pu parfaitement exercer son action sur la régénération de cette dernière. Il est fort probable qu'à cette période encore embryonnaire le système nerveux n'exerce aucune action sur la régénération de la queue, mais ceci ne ressort pas en tout cas des expériences de RUBIN et la question reste ouverte.

La même année, P. WINTREBERT publia ses recherches relatives à l'action du système nerveux sur la régénération des membres postérieurs et de la queue de larves d'Anoures (*Alytes obstetricans*). Estimant que la méthode (la seule bonne à mon avis) consistant dans la résection des nerfs se rendant aux membres, qui lui avait donné d'excellents résultats pour l'étude de la formation des membres, présentait l'inconvénient d'affaiblir par une saignée périodique les larves soumises à l'expérimentation, WINTREBERT opéra, pour étudier l'action du système nerveux sur la régénération, en réséquant la moelle dorso-lombaire et sacrée de jeunes têtards. « Cette résection, dit-il, permet de soustraire à l'action nerveuse les membres des Amphibiens et la queue des larves d'Anoures, sans blesser un seul vaisseau capable de contribuer à la nutrition de ces organes ... et permet une observation prolongée sans crainte d'incertitude dans les résultats. »

Les pattes postérieures amputées simultanément avec la résection de la moelle, et qui se trouvaient au stade de formation du genou, régénérèrent après cette opération, normalement.

La même opération ayant entraîné la disparition totale de la motilité et de la sensibilité de la queue des têtards, l'auteur conclut que celle-ci ne contient pas des centres propres, comme celle

des Urodèles, mais que les centres nerveux de la queue sont placés plus avant, vers le sixième métamère. « De ce fait anatomique, il résulte que, après la résection médullaire dorso-lombaire, la queue des larves d'Anoures est assimilable à un membre dont les relations nerveuses sont interrompues. »

La régénération se faisant dans ces deux séries d'opérations tout à fait normalement, WINTREBERT en conclut que la régénération de la queue et des membres de larves d'Anoures se fait en absence du système nerveux.

Un troisième auteur, GOLDSTEIN (1904), critique surtout les travaux de WOLFF qui pourtant représentaient, à cette époque, un progrès incontestable, et, comme contribution propre, il se contente de rapporter *un cas* d'ablation de moelle épinière d'une larve de *Triton taeniatus* de 30^{mm}, ablation suivie de l'amputation des pattes postérieures. Comme il fallait s'y attendre, la régénération se fit tout à fait normalement, ce qui était déjà connu depuis les travaux de WOLFF que cet auteur attaque si vivement. Il se croit, néanmoins, autorisé à conclure : « es scheint dementsprechend auch für die Regeneration der Satz zu gelten, dass dem Zentralnervensystem wenigstens in einem gewissen frühen Stadium kein Einfluss auf die Regeneration zukommt. »

En admettant, d'après les travaux de RUBIN, l'action des nerfs sur la régénération chez les Batraciens adultes (membres d'Axolotls déjà âgés), GOLDSTEIN conclut en définitive : « Im Stadium der organbildenden Entwicklung (ROUX) verlaufen im allgemeinen die normalen Entwicklungsvorgänge wie die regeneratorischen Vorgänge in völliger Unabhängigkeit vom Zentralnervensystem. Im Stadium der funktionellen Entwicklung ist für beide Vorgänge ein deutlich ausgesprochener Einfluss von seiten des Zentralorgans vorhanden ».

Les maigres résultats expérimentaux de GOLDSTEIN auraient sans doute passé inaperçus s'il n'avait fait dans son travail une remarquable étude critique de tous les faits se rapportant au problème histogénétique dans l'ontogénie et la régénération. Et l'on peut dire que c'est surtout depuis ce travail de GOLDSTEIN que la croyance à l'inaction du système nerveux sur la régénération chez les larves s'accrédita définitivement et est devenue quasiment classique.

Aussi, n'est-il pas étonnant de lire dans un travail récent (1921)

de ANDERS la phrase que voici, rapportée comme acquisition définitive de la science: « Diese Experimente beweisen einwandfrei (!), dass im embryonalen Leben die Regeneration . . . . nicht in gleicher Weise vom Nervensystem abhängig ist wie im erwachsenen Zustand. »

Les méthodes utilisées par les trois auteurs cités sont très critiquables: dans le cas des travaux de RUBIN, le système nerveux directement adjacent à la surface d'amputation se trouve parfaitement conservé et, partant, capable d'exercer son action. WINTREBERT et GOLDSTEIN n'ont fait que supprimer la moelle épinière. Or, il résultait déjà des travaux de WOLFF (1902) que, même chez les adultes, l'ablation de la moelle épinière était inefficace au point de vue de la régénération. Dans le cas des expériences des deux derniers auteurs cités, les ganglions spinaux et le système nerveux sympathique se trouvaient parfaitement intacts et en communication ininterrompue avec l'organe dont ils voulaient étudier la régénération. Les ablations de moelle épinière de ces deux auteurs ne permettaient, de ce fait, en aucun cas, la conclusion que le «système nerveux » n'exerçait aucune action sur les processus régénératifs, une grande partie de ce système se trouvant conservée.

Me basant sur des résultats précédemment publiés, que j'ai obtenus dans mes recherches analytiques sur l'action du système nerveux dans la régénération des Tritons adultes, j'ai pu montrer expérimentalement (1923) que, dans tous les cas et pendant toute la durée de l'absence d'innervation, toute régénération des membres des larves d'Urodèles (larves de *Salamandra maculosa*, de *T. cristatus* et *T. alpestris*), à partir de 20^{mm} était entièrement inhibée. J'ai obtenu ce résultat, comme je le rapporterai plus loin en détail, en effectuant des sections des nerfs mixtes innervant les membres. Ainsi, la régénération des larves d'Urodèles a pu être assimilée, au point de vue de son déterminisme, à celle d'Urodèles adultes et le fossé artificiel, maintenu par mes devanciers et par beaucoup d'auteurs entre la régénération à l'état larvaire et ce processus à l'état adulte, a pu être comblé.

c) *Système nerveux et régénération des membres des Batraciens adultes.*

La controverse existant entre partisans et adversaires de l'influence du système nerveux sur la régénération des membres des

Batraciens s'explique, avant tout, par une confusion d'ordre terminologique. Plusieurs auteurs ont, en effet, cherché à étudier l'action des différents centres avant d'avoir établi si le système nerveux, dans son ensemble, exerce une action certaine sur la régénération des membres. Seuls, les nerfs périphériques allant directement aux membres représentent l'ensemble du système nerveux qui innerve un membre donné, à part les quelques neurones sympathiques qui suivent la gaîne des vaisseaux.

C'est en 1823 que T. J. Todd aborda expérimentalement le problème de l'influence du système nerveux sur la régénération des membres de la Salamandre aquatique (le Triton, sans doute).

Les différentes opérations faites peuvent être classées en trois catégories:

1° La section du nerf sciatique avec amputation simultanée de la patte postérieure n'empêche pas la régénération de cette dernière de s'effectuer normalement.

2° Si, par contre, la section du nerf est faite après la cicatrisation du moignon — je suppose une vingtaine de jours après l'amputation — la régénération est soit retardée, soit complètement inhibée.

3° La section du nerf étant pratiquée au moment où la régénération a déjà commencé, ou même est fortement avancée, la croissance s'arrête, tandis que le régénérat se ratatine, se déforme ou disparaît entièrement.

Les effets observés ne peuvent, d'après Todd, être attribués aux troubles vasculaires consécutifs au traumatisme opératoire, mais doivent être dus à quelque chose de particulier dans l'action des nerfs. En effet: « This derangement cannot, in my opinion, be fairly attributed to the vascular derangement induced in the limb by the wound of the division, but must arise from something peculiar in the influence of the nerve ».

On ne peut qu'admirer la remarquable justesse des vues de Todd et la façon dont cet auteur a abordé le problème. Il a, en effet, pratiqué d'abord des ablations des nerfs, simultanément avec l'amputation du membre, puis quelque temps après l'amputation, enfin, il a étudié l'action des nerfs sur les différents stades de régénération. Il a donc compris qu'il fallait distinguer l'action des nerfs, d'une part, sur la mise en train des processus régénératifs et, d'autre part, sur leur continuation. J'attribue le résultat négatif de sa première expérience au fait que la section des nerfs a dû être

faite à un niveau trop proche du niveau d'amputation. Les fibres nerveuses régénérées ont pu ainsi atteindre trop rapidement la surface d'amputation (nous ne connaissons pas le niveau d'amputation du membre) et assurer la mise en train normale des phénomènes régénératifs. Todd n'en reste pas moins le premier auteur qui ait établi l'existence d'une action certaine du système nerveux sur les processus régénératifs.

Pendant presqu'un siècle, la question tomba dans l'oubli jusqu'à ce que G. Wolff l'ait reprise en 1902 et 1910. Dans son premier travail, Wolff n'arriva pas à des résultats bien démonstratifs, mais, en 1910, il rapporta de nouvelles expériences dont les résultats sont concluants. Deux sortes d'opérations furent effectuées par cet auteur:

1° Le curetage du canal rachidien à l'aide d'une fine scie (destruction des centres physiologiques de la motilité) n'exerce aucune influence sur la régénération des membres postérieurs.

2° L'extirpation de la colonne vertébrale lombaire avec moelle et ganglions spinaux arrête au contraire les processus régénératifs en train et, lorsque (deuxième série 1910) cette ablation est produite antérieurement à l'amputation des pattes, celles-ci ne peuvent régénérer.

Au bout d'un temps variable, l'innervation est rétablie par des voies détournées (collatérales, dit G. Wolff) et alors la régénération des pattes aboutit toujours à des malformations (nombre insuffisant des doigts). L'amputation réitérée de ces malformations reproduisant chaque fois le même nombre insuffisant de doigts, Wolff conclut à une action spécifique, morphogène du système nerveux [1]. Wolff est donc le premier qui ait tenté une explication analytique du fait que, tandis que la suppression totale de l'innervation inhibe les processus régénératifs, ceux-ci ne sont nullement influencés par l'absence d'une fraction importante du système nerveux central représentée par la moelle épinière; mais, pas plus que ses successeurs, Wolff n'est parvenu à expliquer ce fait.

Rubin (1903) s'adresse à des Axolotls, *Siredon pisciformis*, de 10 à 30 cm. Cet auteur sectionne les nerfs mixtes innervant les pattes antérieures et atteint ainsi, par ces opérations, toute l'inner-

[1] Dans un prochain travail il sera possible d'expliquer un des modes de la genèse de ces malformations et de montrer que la conclusion de Wolff ne s'impose pas.

vation de ces membres. Les opérations, effectuées sur une quinzaine d'Axolotls de tailles et d'âges différents, aboutirent à ce résultat que tandis que les processus régénératifs se poursuivent normalement, tant du côté opéré que du côté témoin, pendant 8 à 10 jours, la régénération se ralentit sensiblement, à partir de ce moment, du côté privé d'innervation et aboutit finalement à un arrêt complet de toute poussée nouvelle. RUBIN a ainsi démontré l'existence d'une action certaine du système nerveux sur la régénération des membres antérieurs de l'Axolotl.

Les travaux de WINTREBERT (1903-1904), qui a entrepris des expériences semblables à celles de G. WOLFF, ont abouti à des conclusions inverses. Cet auteur résèque la moelle dorso-lombaire de quelques Axolotls de 8 à 24 cm. sans donner de détail sur sa méthode opératoire et constate, après cette intervention, une régénération, somme toute, normale des membres paralysés, d'où il conclut que « soustraits à l'influence nerveuse, les membres postérieurs des Urodèles présentent donc une régénération qui rappelle exactement ce que nous avons obtenu dans les mêmes conditions pour la génération ».

En 1905, C. Ch. HINES se propose de déterminer « si la régénération du membre de *Diemyctilus viridescens* dépend de ses connections avec le système nerveux ou si le résultat prévu ne serait pas conditionné par une blessure involontaire des vaisseaux sanguins. » Il choisit, à cet effet, la patte postérieure comme objet d'expérience, celle-ci étant plus grande et, partant, plus facile à opérer que la patte antérieure. Dans une première série, « le nerf » fut sectionné aussi près que possible de l'articulation coxo-fémorale. HINES supprime donc les nerfs dans la cuisse même et pratique l'amputation de la patte au niveau du genou, simultanément avec l'opération nerveuse. Le résultat de cette opération est négatif, la prolifération du nouveau matériel dans la patte opérée se faisant avec la même vitesse que sur les animaux témoins.

Des descriptions de l'auteur, il semble résulter que seul le nerf sciatique profond avait été sectionné, le nerf sciatique latéral et le nerf péronéal ayant été laissés intacts. Aussi, HINES reconnait-il que « les résultats, obtenus après section du nerf, peuvent être dus à la présence d'une connection nerveuse latérale, suffisante pour donner aux tissus le stimulus nécessaire » pour leur régénération.

Dans une autre série, HINES pratique la section des nerfs sur sept individus, plus proximalement, vers la colonne vertébrale, sans préciser combien de nerfs ont été ainsi sectionnés. Les deux pattes, la patte opérée et la patte témoin, sont amputées simultanément. L'auteur n'observe ses sujets que 45 jours après l'amputation et la suppression de l'innervation. A ce moment, tous les individus possèdent des régénérats des deux côtés, avec des différences de grandeur qui se maintiennent dans la suite jusqu'au 83me jour, époque à laquelle l'expérience prit fin.

HINES signale enfin une dernière série d'au moins (!) 30 Salamandres auxquelles il avait sectionné les nerfs près de leur origine, tout en combinant ces opérations avec diverses sortes de traitements — jeûne ou nourriture abondante, section de veines et d'artères — dans le détail desquels je n'ai pas à entrer.

Parmi les animaux de cette dernière série, « dans nombre de cas », la régénération ne se produisit pas du tout du côté où les nerfs furent sectionnés. Et c'est sur ces maigres résultats que l'auteur conclut à une action spécifique du système nerveux sur la régénération !

On ne peut s'empêcher, en lisant le mémoire de HINES, de trouver ce travail extraordinairement superficiel. Les interventions opératoires sont mal définies : on ne sait jamais ce qui a été supprimé et ce qui a pu rester et les observations post-opératoires manquent encore plus de précision, si c'est possible.

Aussi, n'est-il pas étonnant que GOLDFARB (1909), ait cru devoir reprendre toute la question avec le même matériel, mais sur une très grande échelle, bien qu'avec une idée préconçue regrettable. GOLDFARB nie, dans tous ses travaux, l'action du système nerveux sur les processus régénératifs. Pour démontrer sa thèse, il a accompli un énorme travail sur des centaines de *Diemyctilus viridescens*, auxquels il a supprimé la moelle dorso-lombaire, ou détruit des ganglions spinaux, ou enfin sectionné les nerfs.

Les résultats de GOLDFARB peuvent être classés en trois séries :

1° L'ablation de la moelle épinière n'empêche pas la régénération de la patte paralysée (plusieurs centaines de cas);

2° La destruction des ganglions spinaux (cas très peu nombreux et *deux* seulement témoignent d'une destruction complète) produit des résultats absolument incohérents. 50 % des individus régénèrent avec des retards plus ou moins grands, tandis que le reste ne régénère pas du tout du côté opéré.

3° La section du plexus effectuée sur 12 individus donne 3 cas de non régénération des membres du côté opéré, tous les autres individus présentant une régénération plus ou moins tardive.

Il est regrettable que Goldfarb, qui avait cru utile de faire des ablations de moelle sur plusieurs centaines d'individus, n'ait pas fait davantage de sections du plexus, car c'est cette méthode qui aurait pu lui donner la clef du problème. Comme Goldfarb ne donne aucun détail sur la technique opératoire utilisée dans cette importante série, il est difficile de se faire une idée exacte de la raison pour laquelle il a obtenu des résultats inconstants. Nous verrons, dans la suite, combien tout dépend du niveau d'amputation et du niveau de section des nerfs et comment on peut, en variant les conditions expérimentales, obtenir des résultats très différents.

Du fait que parfois, il avait observé des absences de régénération du côté témoin également, et en se basant sur des considérations théoriques qui seront envisagées plus loin, Goldfarb conclut que l'absence ou le ralentissement des phénomènes régénératifs doit être attribué uniquement aux troubles traumatiques, consécutifs aux interventions opératoires. La principale raison de la manière de voir de Goldfarb réside dans le fait qu'il a constaté parfois la régénération tardive d'un membre, en l'absence de nerfs régénérés.

Les résultats de l'examen anatomique montreront plus loin combien cette observation de Goldfarb est exacte et combien il est parfois difficile de concilier les résultats anatomiques avec les faits expérimentaux.

Les observations de Goldfarb, faites sur un nombre important d'individus, semblaient faire table rase des notions acquises par les travaux de Wolff, d'autant plus que les conclusions de ce dernier auteur avaient été fortement attaquées dans le travail déjà signalé de Goldstein (1904), qui du reste s'est contenté de mettre en doute les résultats expérimentaux de Wolff, sans apporter d'expériences les controuvant.

Pour répondre à Goldfarb, Walter (1912), un élève de Wolff, reprit les opérations de ce dernier d'ailleurs sans les perfectionner, mais en faisant suivre chaque cas d'une vérification histologique. Il arriva ainsi à la conclusion, basée sur une *dizaine* d'animaux, que l'ablation totale de la colonne vertébrale dorso-lombaire, avec la moelle épinière et les ganglions spinaux, entraîne

une absence complète de régénération des membres postérieurs ainsi privés de leur innervation sensitivo-motrice. D'autre part, si l'extirpation de la colonne vertébrale était incomplète, au point de laisser les ganglions spinaux en communication avec la périphérie, le pouvoir régénérateur des membres ne s'en trouvait pas affecté ou seulement d'une façon très faible. D'où Walter conclut que les « ganglions spinaux permettent à eux seuls l'accomplissement normal des processus régénératifs ». Il ajoute d'ailleurs que ces expériences ne permettent de tirer aucune conclusion en ce qui concerne la question de savoir quelle serait l'action des racines antérieures motrices envisagées seules, à l'exclusion des ganglions spinaux.

Walter rapporte en outre les résultats de la section du plexus crural chez 7 *Triton alpestris*, qui ont tous présenté un arrêt des processus régénératifs pendant deux mois environ, suivi de reprise dans tous les cas, sauf un.

Dans un dernier travail (1919), Walter conclut à une action morphogène du système nerveux sur la régénération, action qui s'exercerait indifféremment avec l'aide des ganglions spinaux ou avec celle de la moelle épinière sous la forme d'un arc réflexe très compliqué, dont la branche descendante serait constituée par des fibres sympathiques. Cette idée intéressante ne repose d'ailleurs pas sur les faits et ne se présente pas comme une conclusion nécessaire des données expérimentales rapportées dans ce dernier travail de Walter.

Si nous résumons les travaux précités, nous voyons que la preuve irréfutable de l'action du système nerveux sur la régénération des pattes du Triton est loin d'avoir été donnée:

En effet, Todd ne constate aucune action quand la section des nerfs et l'amputation des pattes sont pratiquées simultanément. Deux, parmi les trois séries de Hines, ont abouti à des résultats négatifs, la troisième ayant présenté des exceptions inexpliquées. Les travaux de Goldfarb ne permettent aucune conclusion précise, le comportement des 12 individus opérés ayant révélé des différences individuelles considérables. Les résultats de Walter seuls semblent concluants, avec cette réserve cependant qu'ils ne sont pas à l'abri des objections générales, formulées par Goldfarb.

Si de l'ensemble de ces travaux il se dégage bien une impression

générale, favorable à l'hypothèse d'une action de système nerveux sur la régénération, la certitude est cependant loin d'être acquise. L'incertitude vient de ce que le nombre d'animaux soumis aux expériences est insuffisant, et surtout du fait que personne n'a été capable d'expliquer les résultats contradictoires obtenus par GOLDFARB, WINTREBERT et GOLDSTEIN d'une part, par HINES, WOLFF et WALTER de l'autre. Toute la polémique des auteurs a porté beaucoup plus sur les faits expérimentaux des adversaires que sur leur explication scientifique.

Aussi les auteurs critiques comme MORGAN, DRIESCH, KORSCHELT, MOSZKOWSKI et NUSSBAUM ont-ils dû conclure que la question de l'action du système nerveux sur la régénération était loin d'être tranchée.

Dès lors, il n'est pas étonnant d'apprendre qu'actuellement trois auteurs ont cru utile d'aborder à nouveau cette question tant controversée et ceci tout à fait indépendamment les uns des autres. Ce sont, d'après l'ordre chronologique de leurs publications : O. SCHOTTÉ, P. WEISS et M[lle] Piera LOCATELLI.

d) *Recherches contemporaines.*

Tel était l'aspect du problème, lorsqu'en janvier 1921 j'ai cherché à résoudre, sur un matériel très nombreux, la question de savoir si, oui ou non, le système nerveux intervenait dans la régénération des pattes de Tritons adultes (*T. cristatus*, *T. alpestris* et *T. palmatus*).

Dans une première note du 18 mai 1922, j'ai pu, appuyé sur les résultats de 110 expériences, conclure à la «nécessité d'une innervation normale pour que la régénération soit possible». Dans une deuxième note du 1[er] juin 1922, j'ai pu montrer, sur un ensemble de 120 animaux, que le début de régénération de la patte privée de son innervation coïncidait avec la régénération des fibres nerveuses reséquées, c'est-à-dire que ce début est « d'autant plus synchrone avec la régénération du côté témoin, qu'il s'est écoulé un temps plus long entre le moment de la section nerveuse et celui des amputations ».

Le 1[er] novembre 1922, je faisais remarquer, que l'acceptation d'une hypothèse d'action directe des nerfs sensitifs ou des nerfs moteurs conduisait à ce résultat paradoxal «que si les nerfs moteurs paraissent suffire à permettre la régénération, il en est de même pour

les nerfs sensitifs bien que, dans les deux cas, les résultats soient inconstants ». J'ai montré ensuite, à la même date, par des opérations adéquates, que l'action du système nerveux ne peut être attribuée qu'à celle du système nerveux sympathique.

En 1923, j'ai indiqué que la section tardive des nerfs, pratiquée sur des membres à différents stades de régénération, inhibait leur régénération ultérieure. L'arrêt complet de toute prolifération du régénérat m'a permis d'observer des phénomènes d'involution aboutissant à une morphologie incomplète. Cette observation, corroborée par d'autres faits expérimentaux, m'a conduit à rejeter toute idée d'une action morphogène du système nerveux et à attribuer à la masse du régénérat une part importante dans la réalisation définitive de la morphologie du membre régénéré.

En 1924, j'ai pu, par une nombreuse série d'expériences, mettre en évidence que, contrairement à l'opinion de Walter, le grand sympathique était réellement le seul système nerveux nécessaire à la réalisation des processus régénératifs dans les membres antérieurs et postérieurs de Tritons.

A la fin de l'année 1922, alors que je commençais la publication de mes recherches, un auteur viennois, Paul Weiss, communiquait les résultats qu'il avait obtenus à la suite de sections de nerfs, pratiquées également sur les pattes antérieures de Tritons adultes. P. Weiss arrive, comme moi-même, à la conclusion que, tant pour le déclanchement que pour la continuation des phénomènes régénératifs, la présence de l'innervation est indispensable. Dans la publication d'une conférence publique du 5 mai 1923, où il omet de me citer, cet auteur donne, *per exclusionem*, la préférence à l'hypothèse d'après laquelle c'est le système nerveux autonome qui doit être la partie agissante dans l'action des nerfs mixtes sur la régénération, mais sans apporter aucune preuve nouvelle de ce fait dont j'avais donné la démonstration l'année précédente. M. P. Weiss a eu l'obligeance de me faire parvenir les épreuves de son mémoire *in extenso*, qui n'a pas encore paru à l'heure actuelle. De la lecture de cet intéressant travail, il résulte que l'auteur a pratiqué les sections des nerfs du plexus brachial suivant un seul niveau, plutôt distal, et que les amputations ont porté exclusivement sur le stylopode. Il a étudié, dans un nombre assez restreint de cas, l'influence des nerfs soit sur le déclanchement des phénomènes régénératifs, soit sur leur continuation. Malheureusement,

cet auteur ne donne aucune précision, quant au moment de la reprise du pouvoir régénérateur après la section des nerfs, ce qui paraîtrait pourtant essentiel. D'autre part, il n'a fait aucune expérience démontrant l'action du système sympathique sur les processus régénératifs qu'il admet, ainsi que je l'ai fait remarquer, à titre de simple hypothèse.

Mlle Piera Locatelli a refait également des ablations des nerfs sur les pattes postérieures de Tritons (1re publication, 9 avril 1923). De crainte de voir les nerfs régénérer, elle sectionne périodiquement le nerf sciatique et constate, consécutivement à ces interventions répétées, une absence complète de régénération des pattes opérées.

Plusieurs séries d'expériences, faites dans des conditions d'exactitude insuffisante, font admettre à Piera Locatelli que ce sont les ganglions spinaux qui agissent sur la régénération des membres. Ces expériences seront discutées en détail dans un prochain mémoire.

II. **Matériel et Techniques.**

§ 1. *Le choix des membres.*

La lecture des travaux de mes devanciers m'ayant révélé le danger d'une étude, d'emblée analytique, de l'influence du système nerveux sur la réalisation des processus régénératifs, j'ai voulu établir, avant tout, si la suppression de toute l'innervation inhibait ou non la régénération.

J'ai choisi comme objet d'études la régénération des membres antérieurs et postérieurs des Tritons adultes et des larves d'Urodèles.

Le choix des membres, comme objet d'étude, comporte plusieurs avantages par rapport aux expériences pratiquées sur la queue. L'agencement anatomique du système nerveux dans la queue rend d'emblée nécessaire une étude analytique du problème, ce que je voulais, à tout prix, éviter. On ne saurait, en effet, par une seule opération, y atteindre à la fois les innervations motrice, sensitive et sympathique. D'autre part, l'intervention opératoire, pour être efficace, doit porter sur la totalité du système nerveux de la queue et ainsi l'expérimentateur se prive d'un témoin, aide indispensable dans toute recherche de ce genre, l'amputation simple pratiquée sur un autre animal témoin ne pouvant sans équivoque

servir de terme de comparaison. Enfin, la suppression de la moelle épinière à la surface d'amputation pose le problème des corrélations de croissance et de ce qui fut appelé par G. Tornier « lutte des tissus », problème qui n'a que des rapports lointains avec celui de l'action du système nerveux sur la régénération. J'ai ainsi acquis la conviction que tous les auteurs qui ont abordé l'étude de l'influence du système nerveux sur la régénération de la queue sont restés, constamment, à côté du sujet.

Le problème se présente tout autrement pour les membres. Là, on peut supprimer l'innervation sans, pour autant, blesser le membre lui-même, qui reste ainsi indemne de toute lésion opératoire; l'innervation peut être atteinte dans sa totalité; enfin, la disposition symétrique des membres permet de pratiquer cette opération d'un côté seulement, l'autre côté conservant son innervation intacte et servant ainsi de témoin individuel.

§ 2. *Les animaux.*

Les animaux d'expérience que j'utilisais au début de mes recherches provenaient des environs de Genève et appartenaient aux 3 espèces de Tritons que l'on y rencontre communément: *Triton cristatus*, *T. alpestris* et *T. palmatus*. Plus tard, lorsque j'eus constaté le comportement pratiquement identique de ces trois espèces dans leur façon de régénérer, après suppression du système nerveux, j'ai utilisé presque exclusivement le *Triton cristatus* que j'ai fait venir soit d'Italie (Florence, Bologne et Gênes), soit d'Allemagne (environs de Cologne). Le Triton italien, d'une race différente de ceux de Genève ou d'Allemagne, est le plus résistant.

Je conservais ces Tritons dans de larges cristallisoirs de 30 cm. environ de diamètre, où 10 à 20 animaux trouvaient place.

Les soins de propreté les plus méticuleux sont indispensables. Si l'on veut garder des animaux suffisamment longtemps pour obtenir d'eux une réponse expérimentale concluante, il faut changer l'eau des cristallisoirs pratiquement tous les jours, ou même deux fois par jour, lorsqu'il s'agit d'animaux fraichement opérés, ou simplement amputés. De cette façon, j'ai pu garder des séries nombreuses sans perte aucune, pendant de longs mois, voire des années.

La nourriture, consistant en viande maigre ou en foie de bœuf,

était distribuée, dans la règle, une fois par semaine. Il est inutile d'essayer de gaver des individus malades ou qui, n'étant pas encore guéris, refusent de manger. L'alimentation forcée entraîne, en effet, presque toujours la mort de l'animal en très peu de temps.

Pour les expériences sur les larves, je m'adressais de préférence aux larves de *Triton cristatus* et de *T. alpestris* qui étaient fraîchement pêchées dans l'étang de l'Institut. Les larves de *Salamandra maculosa* étaient dans la règle obtenues par ouverture de l'utérus maternel et je pouvais ainsi recueillir des animaux suffisamment jeunes. Ceux qui ont été utilisés n'ont jamais dépassé une longueur de 30mm.

§ 3. *L'innervation des pattes antérieures et postérieures, chez les Tritons.*

a) *Pattes antérieures.*

Après leur sortie de la moelle, des ganglions rachidiens et sympathiques, tous les nerfs spinaux émettent, comme on sait, deux

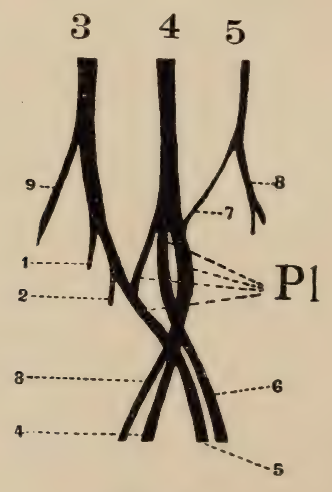


Fig 1.

Dessin demi-schématique de l'innervation des pattes antérieures: 3, 4, et 5, N° des nerfs rachidiens participant à la formation du plexus. Pl = plexus brachial; 1 = nerf subscapulaire; 2 = n. scapulaire dorsal; 3 = rameau superficiel du nerf brachial long inférieur; 4 = rameau profond du même nerf: 5 = rameau profond du nerf brachial long supérieur; 6 = rameau superficiel du même nerf; 7 = branche crâniale du 5me nerf spinal participant à la formation du plexus; 8 = branche caudale du 5me nerf ne participant pas à la formation du plexus; 9 = nerf supracoracoïdal.

rameaux: un rameau dorsal qui innerve la musculature dorsale et le dos de l'animal et un rameau ventral qui est profond. Dans les régions des membres, les rameaux ventraux s'unissent pour former des plexus.

Les pattes antérieures sont innervées par les fibres nerveuses venant du plexus brachial qui est constitué, chez les espèces de Tritons que j'ai examinées, par les rameaux ventraux du IIIme, du IVme et d'une partie du Vme nerf spinal. Exceptionnellement, le plexus reçoit des branches très fines du IIme nerf spinal qui s'en détachent, du reste, précocement et vont innerver l'épaule. Après l'union des trois nerfs en deux branches, le plexus ainsi formé donne naissance, au niveau de la zone articulaire de la tête humérale, à deux grands nerfs, le nerf brachial long supérieur, plus fin, et le nerf brachial long inférieur, le plus considérable des deux (fig. 1). Déjà à l'intérieur du bras, chacun des deux nerfs se divise en un rameau profond et un rameau superficiel. L'innervation des différentes régions du bras se fait de la façon décrite dans tous les traités classiques.

b) *Pattes postérieures.*

Tous les auteurs qui ont expérimenté sur les pattes postérieures (Wolff, Hines, Walter, P. Weiss, Locatelli) sont d'accord

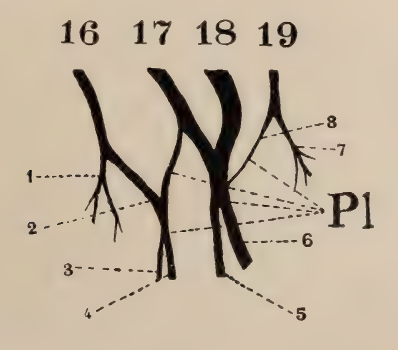


Fig. 2.

Dessin demi-schématique de l'innervation des pattes postérieures. 16, 17, 18 et 19, N^{os} des nerfs rachidiens participant à la formation du plexus crural. Pl = plexus crural; 1 = branche crâniale du 16me nerf ne participant pas à la formation du plexus; 7 = idem pour la branche caudale du 19me nerf; 2 et 8 = branches du 16me et du 19me nerfs qui contribuent à constituer le plexus crural; 3-4 = branches crâniales du plexus; 5 = rameau médian du sciatique; 6 = rameau latéral du sciatique.

pour faire dériver l'innervation de ces pattes de trois paires de nerfs rachidiens seulement.

Il n'est pas probable que les auteurs cités soient arrivés à cette conviction par une dissection des nerfs du plexus crural. Tout porte à croire, au contraire, que sur la foi d'indications recueillies dans des traités, personne n'a jugé utile de vérifier ces indications. Ceci est, en particulier, le cas pour un travail récent de P. Weiss (p. 651), dans lequel on trouve une description et une figure de l'innervation des pattes postérieures de Tritons, empruntées au travail déjà ancien de C. K. Hoffmann dans « Bronn's Tierreich » et d'après laquelle toute l'innervation provient de trois nerfs rachidiens seulement.

Une dissection un peu poussée du plexus crural montre que ce dernier est formé non pas de trois, mais de quatre paires de nerfs rachidiens qui, d'après leur ordre, sont les nerfs spinaux XVI, XVII, XVIII et XIX (fig. 2).

Le XIXe nerf, systématiquement ignoré par tous mes devanciers est, d'après sa grosseur et son comportement général, comparable au 3me nerf du plexus brachial, le Ve rachidien; comme ce dernier, il se subdivise en deux rameaux, dont le rameau crânial, le plus ténu, se joint à la grande branche du plexus assez distalement, vers l'articulation coxo-fémorale. La finesse du rameau crânial du XIXe nerf, visible cependant à l'œil nu, ainsi que sa fusion au plexus relativement loin de son origine, expliquent pourquoi sa participation au plexus a passé inaperçue.

Le plexus crural, ainsi formé par les rameaux ventraux de quatre nerfs, se divise bientôt en deux grandes branches, dont la crâniale innerve la musculature lombaire et une partie de la musculature de la cuisse, tandis que la branche caudale forme les rameaux latéral et médian du sciatique, ainsi que le nerf péronéal.

Les fibres des rameaux ventraux des IIIe, IVe et V^{e} nerfs spinaux, pour les pattes antérieures, ceux des XVIe, XVIIe, XVIIIe et XIXe nerfs spinaux, pour les pattes postérieures, fournissent ainsi toute l'innervation des membres.

En effet, comme le montre le schéma (fig. 3), chaque nerf rachidien est constitué par trois sortes de fibres nerveuses: 1°, des fibres motrices, cylindre-axes des neurones moteurs se trouvant logés dans les cornes antérieures de la substance grise de la moelle épinière; 2°, des fibres sensitives, provenant des cellules unipolaires,

logées dans les ganglions rachidiens et qui communiquent avec la moelle épinière par les racines postérieures; 3°, des fibres sympathiques, enfin, sortant des ganglions de la chaîne du grand sympathique et qui, par les rameaux communiquants gris, s'engagent dans les nerfs rachidiens, où on ne peut plus les séparer des fibres motrices et sensitives.

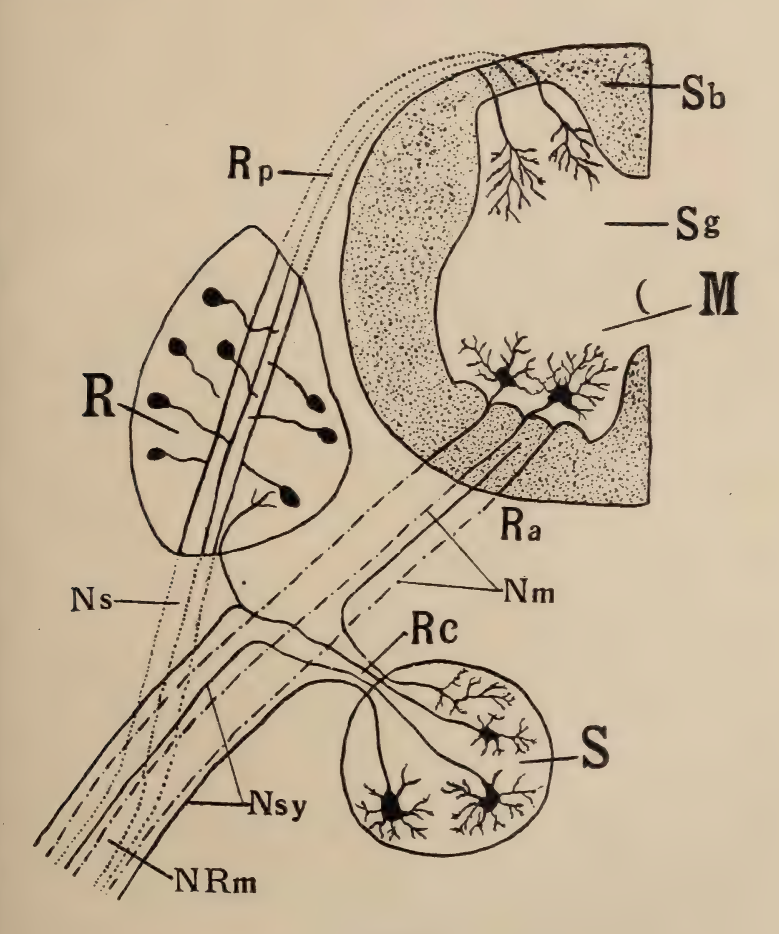


Fig. 3.

Schéma de la constitution d'un nerf rachidien d'après Cajal. M = moelle épinière; R = ganglion spinal; S = ganglion sympathique du cordon du Grand Sympathique; Sb = substance blanche de la moelle; Sg = substance grise de la moelle; Rp = racine postérieure, sensitive; Ra = racine antérieure, motrice; Nm = nerfs moteurs; Ns = nerfs sensitifs; Nsy = nerfs sympathiques; NRm = nerf rachidien mixte; Rc = rameau communiquant.

Le fait que les branches du plexus ont une triple origine a été méconnu par tous mes devanciers (sauf par WALTER dans son dernier travail de 1919) et, comme je le montrerai plus tard, explique certainement l'incohérence des résultats de certains auteurs.

La section ou la suppression des trois ou des quatre rameaux du plexus permet d'obtenir une patte complètement privée de toutes communications avec le système nerveux central (moelle épinière et ganglions spinaux) ainsi qu'avec le système nerveux sympathique. C'est à cette méthode, extrêmement simple, que je me suis arrêté tout d'abord.

§ 4. *Les techniques opératoires.*

L'analyse de l'action des divers centres nerveux nécessite des interventions complexes qui seront exposées en détail dans un prochain mémoire.

Les opérations, par contre, que j'ai faites pour supprimer l'innervation totale des membres, sont relativement simples, mais, suivant le niveau auquel je sectionnais les branches du plexus, j'ai utilisé deux méthodes.

1° Méthode A.

a) *Pattes antérieures* (voir fig. 11).

Après avoir narcotisé les sujets à opérer dans un bain d'éther à 4 % en moyenne, les animaux sont lavés au savon et placés sur la table d'opération. Les instruments ont été stérilisés par un séjour préalable dans de l'alcool à 95°. A l'aide d'un fin scalpel, une incision est pratiquée suivant le bord caudal du scapulum, puis on oblique dorsalement et crânialement, de façon à décrire un angle presque droit dont un côté est parallèle à la colonne vertébrale, tandis que l'autre suit le bord du scapulum et arrive jusqu'à l'insertion du bras dans l'épaule. En soulevant le lambeau de peau et les muscles ainsi incisés, on découvre toute la région sous-scapulaire et le plexus brachial tout entier devient visible. On distingue nettement, entre les deux fortes branches du plexus, l'artère sous-clavière qu'il faut éviter de léser, ce qui pourrait provoquer des accidents fâcheux pour la vie du membre et quelquefois aussi pour celle du sujet. L'ouverture ainsi faite, je prends soin de préparer

les trois branches du plexus, puis je charge séparément chacune de ces branches sur une érigne et, à l'aide de fins ciseaux ophtalmologiques, les trois nerfs rachidiens sont sectionnés proximalement, dans une région située à peu près à mi-chemin entre la colonne vertébrale et l'épaule (suivant la ligne idéale *ab*), puis le bout distal est saisi avec une pince et réséqué dans la région de l'épaule. De cette manière, un segment du plexus, long de 4^{mm} à 5^{mm}, peut être extrait[1] .Quant à la branche crâniale du Ve nerf spinal qui, seule, participe à la formation du plexus brachial, il suffit de la sectionner proximalement, sa résection distale se faisant simultanément avec celle du IVe nerf spinal avec lequel, une fois réunie, elle se confond entièrement. Cette opération effectuée, le lambeau musculo-cutané est remis en place sans suture et l'animal, encore narcotisé, est placé dans un vase simplement humecté d'eau jusqu'à son réveil complet. Après deux ou trois heures de séjour dans ce premier récipient, l'animal est remis dans l'eau.

L'ablation des trois nerfs du plexus n'est pratiquée que d'un côté seulement. J'ai fait toutes les opérations nerveuses invariablement du côté gauche, le côté droit gardant son innervation intacte et servant de côté témoin.

La section ou résection des nerfs du plexus n'est faite qu'une seule fois. Sauf exceptions, j'ai évité des interventions répétées, pour que les objections de Goldfarb, relatives à l'action du traumatisme, ne puissent nuire à l'interprétation des résultats obtenus. Le but de la présente recherche n'est pas seulement de soustraire un membre donné à toute influence nerveuse, mais de déterminer les rapports entre l'innervation et la régénération. Aussi ne craignais-je pas de voir l'innervation se rétablir par la régénération des nerfs eux-mêmes.

b) *Pattes postérieures* (voir fig. 27).

La méthode est pratiquement la même que celle utilisée pour les pattes antérieures; cependant, l'ouverture nécessitée par la mise à nu des quatre nerfs du plexus crural étant assez grande et la plaie profonde, j'ai jugé préférable d'opérer aseptiquement sui-

[1] Il ne s'agit donc pas d'une simple section des branches du plexus (opération pratiquée seulement dans la série A I), mais d'une véritable extraction sur une certaine longueur des éléments de ce plexus.

vant la technique que je décrirai tout à l'heure. La résection des branches du plexus fut également pratiquée suivant un premier niveau proximal *ab*, situé idéalement à mi-chemin entre la colonne vertébrale et l'articulation coxo-fémorale, le niveau distal de résection (*a'b'*) étant situé vers l'articulation sus-mentionnée.

2º Méthode B.

Bien que l'ablation du plexus suivant la méthode précédente fut complète, j'ai pratiqué, dans un certain nombre de séries, des suppressions plus radicales de l'innervation des membres, espérant, par cette méthode, soustraire ces derniers, pour un temps plus long, à toute influence nerveuse.

Dans ce but, la section proximale des nerfs fut faite au niveau *cd* qui correspond très exactement à l'origine des nerfs rachidiens, c'est-à-dire au lieu d'union des racines antérieures et postérieures avec les *rami communicantes*. Pour réaliser cette condition, la méthode opératoire A est insuffisante, celle-ci ne permettant la mise à nu du plexus que bien plus distalement.

Dans quelques rares séries, j'ai atteint ce but par traction des nerfs, mais cette méthode est si grossière que j'y ai renoncé rapidement. Dans tous les autres cas, j'ai atteint ce niveau de section des nerfs par une ouverture adéquate. L'animal narcotisé, très soigneusement lavé au savon, est séché avec du coton stérilisé à l'autoclave; puis la région à opérer est encore frottée avec du coton stérile, imbibé d'une solution d'eau oxygénée dans de l'eau également stérilisée. Ceci fait, l'animal est placé sur un champ opératoire aseptique et recouvert d'un deuxième champ portant au centre un orifice rectangulaire de 2 à 3 cm. de long sur 1 cm de large. Les instruments sont préalablement stérilisés par un séjour prolongé dans de l'alcool à 95 º, puis séchés et essuyés avec du coton stérilisé. Il va sans dire que les mains de l'opérateur sont également désinfectées par lavage à l'alcool.

Ces préparatifs étant terminés, une seule incision au bistouri est pratiquée le long de la ligne médio-dorsale, mais légèrement (1^{mm} à peu près) du côté gauche, et qui doit trancher les muscles dorso-vertébraux jusqu'aux vertèbres de la région intéressée. On voit alors à nu les apophyses traverses des vertèbres et il s'agit

de les sectionner, ainsi que les côtes, sans léser les branches du plexus qui se trouvent directement en-dessous.

La section de ces deux pièces osseuses se fait avec des ciseaux fins à fermeture Collin qui m'ont rendu de très grands services. Pour réussir cette section, il faut cependant beaucoup de pratique et l'opération, sans lésion involontaire des nerfs, nécessite une certaine habileté. Si l'ouverture est bien faite, on voit immédiatement le ganglion spinal mis à découvert et le nerf spinal s'étale sous les yeux de l'opérateur depuis son origine.

Pour les pattes antérieures, cette opération doit être pratiquée trois fois; pour les pattes postérieures, il faut la réussir quatre fois pour découvrir toutes les branches du plexus.

Ceci fait, on écarte la masse des muscles et des pièces osseuses détachées des vertèbres, qui sont adhérentes aux muscles intercostaux et inter-vertébraux, et l'on sépare le tout de la colonne vertébrale. La grande blessure devient béante et est maintenue ouverte à l'aide d'écarteurs spécialement fabriqués à cet usage avec des épingles à cheveux. La section des parapophyses et des côtes, et toute la suite de l'opération sont effectuées sous le contrôle de la loupe binoculaire Zeiss, grossissement linéaire 27, ce qui permet d'opérer en toute connaissance de cause et avec une visibilité parfaite. Un éclairage adéquat est indispensable, aussi ai-je utilisé en dehors d'une lampe de 100 bougies, placée directement contre le binoculaire, un projecteur spécial, la lampe Mignoter de la maison Leitz qui permet l'obtention d'un faisceau lumineux petit et très puissant. Ainsi, le champ opératoire est véritablement inondé de lumière et l'on peut percevoir les moindres détails.

Par cette ouverture, et grâce à l'écartement des deux lèvres de la blessure, la préparation des branches du plexus est virtuellement terminée, il ne reste alors qu'à sectionner les nerfs, très délicatement, à l'aide de fins ciseaux à ressorts. Cette section est pratiquée suivant le niveau *c d* qui correspond assez exactement à un niveau situé à 1^{mm} des ganglions spinaux, qui sont alors très visibles (voir fig. 11).

Les nerfs rachidiens, branches du plexus maintenant détachées de leur origine, sont saisis avec une pince et réséqués plus distalement. De cette manière, on peut extraire des parties du plexus correspondant à une longueur de 6^{mm} à 8^{mm} environ.

Après la section des nerfs rachidiens, l'écarteur est enlevé et les deux lèvres de la plaie suturées avec de la soie très ténue, enfilée dans une aiguille très fine, le tout préalablement stérilisé dans des petits tubes. Pour les pattes antérieures, 5 points de suture suffisent; pour les pattes postérieures, il en faut souvent huit. Les points de suture doivent être à une distance maximum de 3 mm les uns des autres, sans quoi les masses musculaires, très puissantes à ces niveaux, sortent par les lèvres de la plaie et l'infection est quasiment certaine. Ceci fait, l'animal est placé dans des sacs stérilisés, en usage à la Station de Zoologie expérimentale de l'Université de Genève et qui ont été décrits dans un travail récent (1924) par Mlle K. PONSE[1]. Sans ces sacs, toutes les précautions d'asepsie sont vaines et l'infection gagne la blessure dans 90 % des cas. Les premières séries d'opérations de ce genre, où les animaux étaient replacés dans l'eau, accusaient réellement une mortalité de 90 % ! Après les perfectionnements de ma méthode, et grâce à l'emploi de ces sacs, j'ai pu ramener la mortalité à 3 à 5 %, y compris les accidents de narcose.

Les opérés séjournent dans ces sacs une dizaine de jours. Au bout de 5 jours environ, j'enlève la moitié des fils et le reste 3 jours après; 10 jours après l'opération, la guérison est généralement complète et les animaux peuvent être remis dans l'eau.

§ 5. *Les amputations.*

Comme je l'ai déjà indiqué, l'opération sur les nerfs portait uniquement sur le côté gauche; le côté droit gardait, dans tous les cas, son innervation intacte et servait ainsi de témoin. Cette condition est importante, en raison des différences individuelles que présentent souvent les animaux, suivant l'âge, l'état de santé, ou la saison.

Les amputations ont été, par contre, pratiquées toujours des deux côtés simultanément et au même niveau de part et d'autre. En ce qui concerne les hauteurs d'amputations des pattes, quatre niveaux ont été considérés (fig. 4):

1° Deux dans l'avant-bras (zeugopode):

a) niveau A-B situé dans une région distale du zeugopode,

[1] K. PONSE. *L'organe de Bidder et le déterminisme des caractères sexuels secondaires du Crapaud ((Bufo vulgaris)*. Rev. suisse Zool. Vol, 31 (1924).

directement au-dessus des os carpiens ou tarsiens, de façon à n'atteindre que les deux têtes articulaires des os radius et cubitus ou tibia et péroné;

b) niveau C-D situé dans une région proximale du zeugopode.

2° Deux niveaux dans le bras (stylopode):

c) niveau E-F situé dans une région distale du stylopode.

d) niveau G-H situé dans une région proximale de ce dernier, pratiquement au ras de l'épaule.

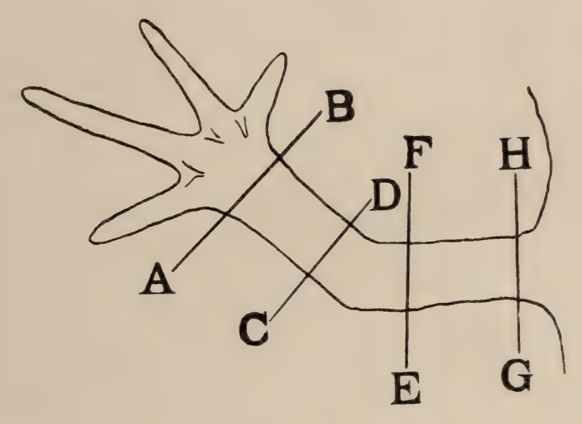


Fig. 4.

Schéma montrant les 4 niveaux d'amputations utilisés pour les pattes antérieures.

Les niveaux *b*, *c* et *d* n'ont été utilisés que pour les pattes antérieures; les pattes postérieures ont été amputées seulement suivant A-B.

La date de l'amputation par rapport à celle de la suppression de l'innervation variait suivant le problème à résoudre. L'amputation pouvait être simultanée avec l'opération sur les nerfs, ou postérieure à cette opération, ou précéder la suppression de l'innervation.

L'amputation des membres est une opération simple en elle-même, mais qui doit être pratiquée avec une certaine circonspection si l'on veut éviter des accidents dans la régénération. En définitive, je me suis arrêté au procédé suivant. Une première amputation est effectuée par un coup de ciseau net à un niveau

situé légèrement en avant de celui que l'on veut obtenir. Les muscles sectionnés entraînent la rétraction des parties molles et, par suite, l'os ou les os font saillie hors de la surface d'amputation. Par un deuxième coup de ciseau, l'os saillant est tranché et la surface d'amputation devient ainsi parfaitement plane.

Avec cette méthode, on obtient une régénération très régulière et pratiquement simultanée pour les individus d'une même série; de plus, le régénérat est volumineux et présente une morphologie normale. Nous verrons plus loin combien ceci est important pour une interprétation saine des phénomènes observés. J'attribue les théories erronées de Wolff et de son élève Walter à un défaut dans la méthode d'amputation, qui leur a fait obtenir des régénérats déformés, indépendamment de toute action du système nerveux.

§ 6. *Complications par maladie.*

La guérison totale des individus opérés suivant la méthode A ou B se fait normalement dans les 8 à 10 jours et les animaux ne semblent pas souffrir de cet état. La patte gauche est invariablement paralysée; lorsque l'amputation n'a pas suivi immédiatement l'opération sur les nerfs, j'ai pu observer, comme Rubin, une torsion caractéristique du bras: lorsque l'animal est au repos, la main paralysée s'appuie par sa face dorsale sur le fond du récipient. Parfois, malheureusement, des complications se présentent. Un ou deux jours après l'opération, la patte dépourvue de nerfs prend un aspect gangreneux; elle est gonflée, fortement dépigmentée et finalement se couvre de moisissures [1]. Quelques jours après, la peau et les muscles se détachent en lambeaux et, si l'on laisse persister cet état de choses, la patte toute entière se trouve envahie par la moisissure et l'infection gagne l'épaule. Dans ce dernier cas, l'animal est irrémédiablement perdu. Le seul moyen de le sauver avant l'infection de l'épaule, est de réamputer le membre atteint, en ayant soin de reporter le deuxième niveau d'amputation à une distance suffisamment grande du foyer d'infection, ce qui, naturellement, fait passer les animaux d'une série

[1] Ces moisissures ont été également observées par P. Weiss, qui les considère comme des *Saprolegnia*.

dans une autre. J'ai pu, par ces réamputations, sauver un grand nombre d'individus, surtout pendant la première année de mes recherches. Plus tard, avec les progrès de ma technique, ces cas d'infection sont devenus très rares relativement au grand nombre d'animaux utilisés.

D'autres accidents, suivis des mêmes conséquences, proviennent de morsures que se font les Tritons entre eux. Les pattes sans innervation sont particulièrement sensibles à ces morsures et à l'infection consécutive. Le traitement à appliquer est identique au précédent.

Aux animaux (3 à 4 %) morts de suites opératoires, il convient d'ajouter environ 5 % de cas mortels survenus pendant les premiers six mois qui suivent l'opération. Souvent, cependant, j'ai pu conserver des séries de 15 à 20 individus jusqu'à la fin de l'expérience, sans une seule perte.

Dans l'exposé de mes recherches, je ne parlerai que d'individus ayant vécu jusqu'à la fin de l'expérience. *Il n'est jamais question d'animaux opérés et morts avant d'avoir donné des résultats certains.*

PREMIÈRE PARTIE

Effets de la suppression globale de l'innervation sur la mise en train des phénomènes régénératifs des pattes antérieures et postérieures.

La méthode utilisée dans ce travail et qui consiste à supprimer complètement l'innervation d'une seule patte, tandis que la patte opposée sert d'organe témoin pour chaque individu, nécessite une comparaison exacte des stades de régénération des pattes des deux côtés. J'emploierai pour cela une nomenclature que je définirai d'abord, en exposant rapidement la marche normale de la régénération des pattes de Tritons.

D'autre part, pour éviter des répétitions, j'indiquerai ce qu'il y a de commun dans le comportement des pattes privées d'innervation, dans les diverses séries d'expériences que je rapporterai.

§ 1. *La régénération normale des pattes de Tritons.*

Peu de jours après l'amputation, la surface de section se trouve déjà recouverte d'une mince couche épidermique. Sa teinte, d'abord rouge vif, devient alors rose pâle. Vers le 10-20me jour après l'amputation (suivant la saison), la peau environnante commence à envahir la surface de section et forme un bourrelet qui en rétrécit graduellement l'étendue. Ce stade que je nommais, dans mes procès-verbaux, « cicatrisation caractéristique du début de régénération » peut persister à l'état stationnaire, pendant des semaines encore (jusqu'à 50, voire 60 jours après l'amputation). C'est, en effet, dans cet étroit espace circulaire, délimité par le bourrelet tégumentaire, que vont apparaître les matériaux du bourgeon de régénération.

Ce dernier se présente sous forme d'une petite saillie, encadrée par le tissu cicatriciel ancien; c'est cette masse de tissu encore indifférent, faisant hernie sur la cicatrice d'amputation, que je désignerai sous le nom de « bourgeon de régénération ». La figure 5 montre quelques-uns des aspects les plus caractéristiques que présentent ces bourgeons.

L'apparition du bourgeon de régénération est un stade très important, puisqu'il rend macroscopiquement décélables les processus régénératifs, et c'est ce stade qui m'a surtout servi de terme

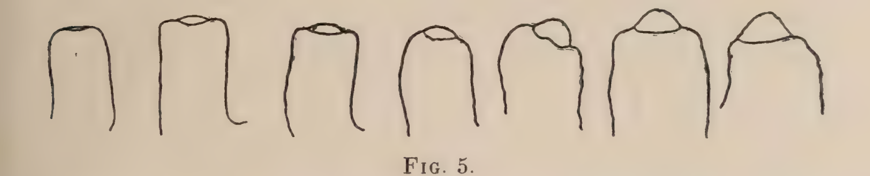


Fig. 5.

Différents stades d'évolution de « bourgeons de régénération » de *Triton cristatus*. Grossissement environ × 3.

de comparaison entre la patte opérée et la patte témoin. Aussi me suis-je toujours efforcé d'en repérer très exactement l'apparition. La date d'apparition du bourgeon de régénération varie suivant l'âge de l'individu et surtout suivant la saison; il peut, en effet, être macroscopiquement décelable, en été, déjà au bout de 15 jours, tandis qu'en hiver ce stade peut n'apparaître que vers le 40me ou le 50me jour, quelquefois même seulement 60 jours après l'amputation des pattes.

15 à 20 jours après l'apparition du bourgeon de régénération, encore plus tôt en plein été, le régénérat change d'aspect et de forme. Le petit monticule aplati du début devient plus saillant et prend une forme correspondant à ce que j'appellerai le « cône de régénération » (fig. 6).

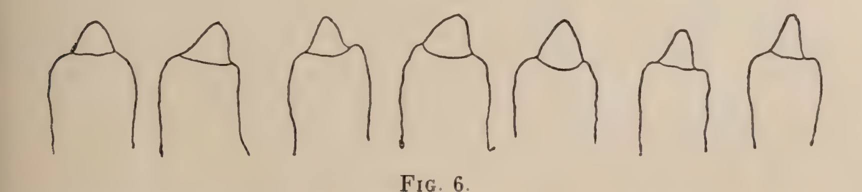


Fig. 6.

Différents stades d'évolution de « cônes de régénération » de *T. cristatus*. Gross. environ × 3.

Puis le cône s'aplatit dorso-ventralement à son bout distal et change de couleur. Quelques jours plus tard, commencent à se dessiner les premières incisures des doigts, tandis que le régénérat prend une coloration variant du rose sombre au rouge violacé.

La fig. 7 montre quelques aspects de ce stade que les auteurs allemands ont nommé « Schaufelstadium » et que j'appellerai « palette de régénération ».



FIG. 7.
Différents stades d'évolution de « palettes de régénération » de *T. cristatus*. Gross. environ × 3.

15 à 20 jours plus tard, les doigts, d'abord simplement indiqués, commencent à se différencier davantage. J'appelle ce stade « différenciation des doigts » et, à la fig. 8, on trouve quelques aspects de ce stade. On voit, d'après cette figure, comment les doigts



FIG. 8.
Palettes pluridigitées, stades dits « différenciation des doigts » chez *T. cristatus*. Gross. environ × 3.

commencent à sortir de la masse commune du régénérat, mais tout en présentant des différences individuelles très considérables. On remarquera, en particulier, que très souvent, deux doigts encore réunis sortent ensemble de la masse basale commune et ne se séparent que très tardivement.

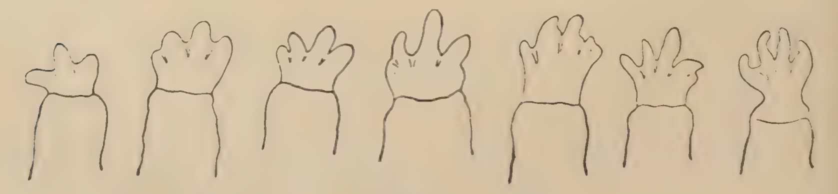


FIG. 9.
Ebauches de mains à « doigts individualisés » chez *T. cristatus*. Gross. environ × 3.

Lorsque le processus de différenciation des doigts est terminé, on peut distinguer un autre stade de régénération déjà très avancé que j'appelle « doigts individualisés » (fig. 9). C'est à ce stade que la régénération peut être considérée comme terminée; il correspond, en effet, à un régénérat âgé de deux à trois mois, en été.

Dans la suite, le régénérat se pigmente très fortement, s'étend en largeur surtout du côté de la base, perd définitivement sa disposition pédonculée et, quelques mois après (car les changements ultérieurs sont très lents), on ne reconnaît plus que difficilement que l'on a affaire à une patte régénérée. La fig. 10 montre des aspects de régénérats âgés de plusieurs mois. On voit l'individualisation définitive des doigts qui présentent cependant fréquemment des aspects plus ou moins monstrueux.



Fig. 10.

Quelques dessins de régénérats de pattes antérieures âgés de plusieurs mois, à régénération terminée. Gross. environ × 3.

Telle est la marche générale des phénomènes régénératifs d'une patte de Triton amputée sans autre intervention opératoire; il en est tout autrement lorsqu'il s'agit d'une patte privée de son innervation par ablation des nerfs.

§ 2. — *Comportement général d'une patte amputée, privée de son innervation.*

Pendant les premiers jours qui suivent l'amputation, rien ne permet, au premier abord, d'observer une différence dans le comportement des deux membres du même individu, de la patte gauche, opérée, et de la patte droite, témoin. De plus près, on remarque, cependant, bien des particularités. En effet, tandis que la patte saine, témoin, cesse de perdre du sang au maximum une ou deux heures après l'amputation, on enregistre des hémorragies, du côté

opéré, survenant parfois encore deux ou trois jours après l'amputation. Ces hémorragies, sans doute occasionnées par morsure ou par un choc, sont certainement à mettre sur le compte d'une congestion paralytique. En relation avec cette congestion, la couleur rouge sang, que présente pendant longtemps la surface d'amputation d'une patte opérée, contraste très vivement avec celle de la patte témoin qui est devenue rose pâle, déjà 2 ou 3 jours après l'amputation. Là cependant s'arrêtent les différences dans le comportement des deux membres pendant les premiers temps. Dix jours après l'amputation, si la première n'était pas paralysée, rien ne permettrait de distinguer la patte opérée de la patte témoin.

Comme Rubin, j'ai également observé que la patte sans nerfs ne reste pas inerte au point de vue de son activité cellulaire[1]. Elle est, en effet, au début tout au moins, le siège d'une prolifération active qui aboutit non seulement à un recouvrement épidermique de la surface d'amputation, mais aussi à la formation d'un véritable amas cellulaire qui se place en dessous de la couche épidermique de recouvrement. Rubin, qui a fait une étude histologique assez poussée de ce soi-disant début de régénération, constate que, chez l'Axolotl, parmi tous les tissus, seuls les muscles ne semblent pas participer à la formation de ce blastème. Ce dernier ne possède cependant aucune possibilité d'évolution ultérieure. Lorsqu'on examine des coupes de pattes privées de leur innervation pendant un temps très long, on peut encore reconnaître, sous la peau cicatricielle, cet amas cellulaire indifférent, mais qui est incapable de se différencier en tissus définis. Cette poussée s'arrête assez précocement et ne se manifeste jamais, chez le Triton, sous la forme d'un amas cellulaire macroscopiquement décelable. Par contre, l'épiderme de recouvrement provient, d'une part, d'une prolifération propre de la surface d'amputation et, d'autre part, d'un envahissement progressif par l'ancien épiderme.

Tandis que du côté témoin on aboutit, vers le 15-20me jour (en été), au stade assez stable de « cicatrisation caractéristique du début de régénération », du côté opéré, ce stade, au lieu de rester stationnaire, évolue dans le sens d'un envahissement continu par

[1] P. Weiss parle également de cette activité cellulaire à la surface d'amputation, mais qui, cependant, ne serait pas capable de donner naissance à une ébauche organisée de régénérat.

le vieux tissu épidermique. La plage rose du milieu devient de plus en plus petite, prend un aspect opaque et finit par disparaître complètement. Ce processus d'involution de la plage centrale du blastème de prolifération dure plus ou moins longtemps, suivant les individus et la saison de l'année. Quelquefois, 30 jours déjà après l'opération, la patte dépourvue d'innervation présente une surface d'amputation parfaitement plane, recouverte d'un tissu cicatriciel à aspect vieux et parfaitement pigmenté; d'autres fois, ce processus n'est complet qu'au bout de 40 à 50 jours, rarement davantage.

A partir de ce moment, deux cas peuvent se présenter. Dans un premier cas, la surface d'amputation se cicatrise, se pigmente de plus en plus et reste invariablement plane, ceci pendant des années. Chez les autres individus, la surface d'amputation présente au bout d'un temps — variable pour les différentes séries d'opérations, parfaitement défini pour une intervention donnée — des modifications profondes, qui se traduisent par la disparition de la cicatrice dure et pigmentée et qui aboutissent finalement à une régénération normale, quoique tardive, de la patte. Cette reprise tardive du pouvoir régénérateur du côté opéré est un phénomène important qui sera envisagé plus loin.

Je voudrais faire une réserve en ce qui concerne la morphologie des régénérats. Lorsque je dirai, dans la suite, que tel ou tel individu a été le siège d'une régénération précoce ou tardive, mais normale, cela ne voudra pas nécessairement dire que le régénérat possède une morphologie normale. Le mot « normale » sera relatif à la taille du régénérat, sans préjuger en rien de sa forme. La question de la morphologie du régénérat sera ébauchée dans la troisième partie de ce travail, mais traitée plus en détail dans un mémoire ultérieur.

§ 3. — *Contrôle et méthodes d'observation.*

Pour éviter des erreurs, seuls des individus d'une même série ont été placés dans un même cristallisoir. Mais, en raison des différences sensibles qui s'observent dans le comportement d'individus d'une même série, je les ai suivis individuellement. Pour cela, chaque individu fut marqué par l'amputation d'un ou de plusieurs doigts des pattes non utilisées pour l'expérience. Ainsi, le numéro

127 a le premier doigt de la patte antérieure droite, le nº 128, le deuxième, le nº 137, le troisième doigt de la patte postérieure droite et le quatrième doigt de la patte postérieure gauche coupés. De cette façon, chaque individu est aisément reconnaissable et peut être suivi pendant toute la durée de l'expérience. A mesure que les doigts amputés sont régénérés, ils sont naturellement réamputés.

Un registre d'expériences est tenu, dans lequel les observations à faire sont rapportées tous les 10 ou 15 jours, pour la patte opérée et pour la patte témoin, séparément.

Je ne me suis cependant pas contenté de cet enregistrement verbal, et, tous les 20 à 30 jours, les deux pattes en observation de chaque individu ont été dessinées à la chambre claire avec un grossissement de 15 diamètres pour les pattes des *T. cristatus* et *T. alpestris*, de 27 diamètres pour les pattes des *T. palmatus* et celles des larves. Ces dessins ont été très utiles et m'ont souvent permis de faire d'importantes observations après coup, qui, certainement, m'auraient échappées par la méthode du simple enregistrement verbal.

Dans certaines séries, comme on le verra plus loin, l'emploi de cette méthode s'est trouvé être particulièrement indiqué.

CHAPITRE I

Suppression de l'innervation et amputations simultanées des pattes.

A. Opérations sur les pattes antérieures.

§ 1. *Définition des niveaux de section des branches du plexus brachial et des niveaux d'amputation.*

Les 246 individus de ce groupe d'opérations peuvent être classés en séries, suivant que les branches du plexus ont été simplement sectionnées (une seule série) ou au contraire réséquées sur une certaine étendue (toutes les séries suivantes). Ces dernières séries sont groupées d'après les niveaux des sections proximales du plexus, qui passent soit suivant le niveau *a b* (méthode opératoire A), soit suivant le niveau *cd* (méthode opératoire B), le niveau distal de

résection *a′b′* étant dans les deux cas le même. Ces grandes séries se divisent en sous-séries d'après le niveau d'amputation des pattes (4 niveaux différents: AB, CD, EF, GH, voir fig. 11).

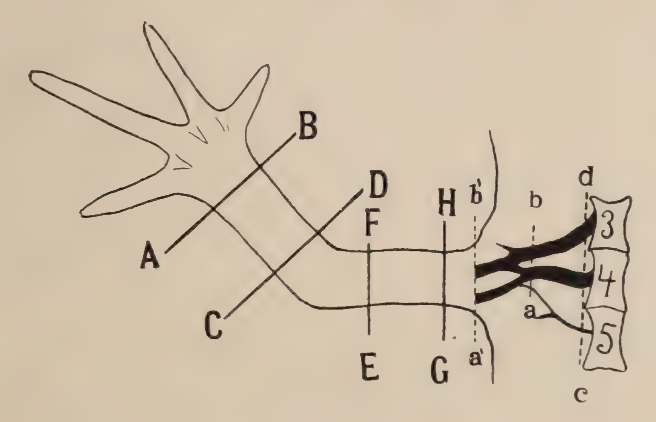


FIG. 11.

Schéma général de toutes les variantes opératoires des séries A I à A IV. Lettres majuscules = niveaux d'amputation ; lettres minuscules = niveaux de section et de résection des nerfs.

§ 2. *Série A I. Section simple des branches du plexus brachial, amputations dans le zeugopode (suivant AB).*

Les 21 *Triton cristatus* de cette série subissent, suivant la méthode A, la simple section des 3 branches (IIIe, IVe et V^{e} nerfs rachidiens) du plexus brachial gauche au niveau *ab* (fig. 12). Le

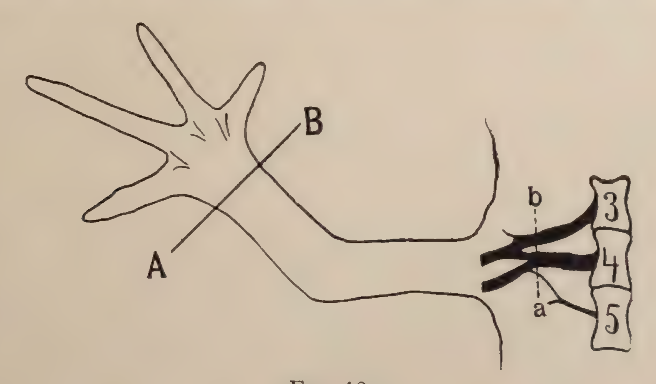


FIG. 12.

Schéma des données opératoires de la série A I.

niveau *ab* correspond à peu près à l'endroit de la naissance des nerfs du plexus, en dessous de la masse des muscles intervertébraux, et coïncide assez exactement avec l'extrémité des côtes de cette région. L'amputation des deux pattes, de la patte gauche à innervation interrompue et de la patte droite témoin, est pratiquée suivant le niveau indiqué sur le schéma, au moment même de l'opération, le 18 janvier 1921.

40 jours après l'amputation, un début de régénération, macroscopiquement décélable sous forme d'un bourgeon de régénération, se manifeste du côté des pattes témoins chez deux individus. 10 jours plus tard — 50 jours après l'amputation — le bourgeon de régénération est visible du côté témoin chez tous les individus. A ce moment, toutes les pattes gauches, sans innervation, présentent une surface d'amputation parfaitement plane, cicatrisée et pigmentée. Dix individus, en particulier, possèdent sur le moignon d'amputation un revêtement cutané qui ne se distingue en rien du reste de la peau. Chez les autres individus, par contre, la cicatrice est plus mince, lisse et légèrement brillante.

Vers la fin du mois de mars, 75 à 80 jours après l'amputation, les pattes droites témoins de tous les individus ont formé des mains à doigts individualisés, encore délicates, mais qui, à partir de ce moment, vont devenir plus consistantes et se pigmenter rapidement. Du côté privé de nerfs, aucun signe de régénération ne se manifeste encore.

100 jours, cependant, après l'amputation, quelques individus présentent, au milieu du moignon cicatriciel gauche, une zone plus claire, rouge sombre, qui contraste singulièrement avec la teinte noire du reste du corps. A l'examen suivant, 110 jours après l'amputation et la section des nerfs, 14 de ces individus possèdent, du côté opéré, des bourgeons de régénération qui continuent à se développer normalement et finissent par donner des mains de taille normale.

Les 7 autres individus n'ont, par contre, été le siège d'aucune poussée régénérative jusqu'au 15 septembre 1921 (8 mois après l'amputation), date à laquelle j'ai terminé l'expérience. A cette époque, les mains droites des côtés témoins sont aussi noires et consistantes que des mains normales. Les 14 individus, qui ont régénéré tardivement du côté opéré, continuent à montrer, dans la taille de leur régénérat gauche, un retard assez considérable par rapport au développement des pattes du côté témoin.

En résumé, les 21 individus ayant subi la simple section des nerfs, en hiver, commencent à régénérer visiblement, du côté témoin, 40 à 50 jours après l'amputation, tandis que du côté opéré, la régénération n'a débuté au plus tôt que vers le 110me jour et seulement dans 14 cas; 7 individus ne présentèrent aucune régénération pendant 8 mois.

L'écart minimum dans l'apparition de la régénération entre le côté opéré et le côté témoin a été de 70 jours.

§ 3. *Série A II. — Résection d'un tronçon médian du plexus suivant ab-a'b', amputations à un niveau invariable A B, chez différentes espèces de Tritons.*

Comme le schéma (fig. 13) le montre, le plexus brachial est sectionné en deux fois suivant *ab* et *a' b'*, ce qui revient à réséquer un tronçon médian de 4 à 5 mm. de longueur (méthode opératoire A). L'amputation porte invariablement sur le niveau AB, situé direc-

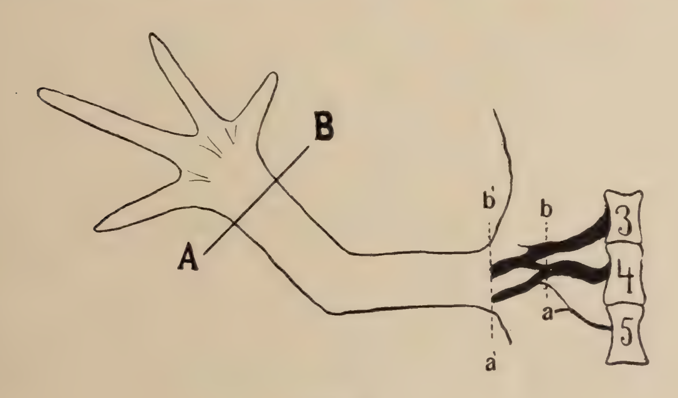


FIG 13.

Schéma des données opératoires de toutes les séries A II, sauf pour les sous-séries A II a_4 et A II b_3.

tement au-dessus du carpe, dans le zeugopode. Par contre, je me suis efforcé, dans cette série, d'étudier l'effet de cette opération chez 3 espèces de Tritons, *T. cristatus*, *T. alpestris* et *T. palmatus*, et ceci pendant diverses saisons de l'année. Suivant les espèces considérées et suivant les dates des opérations, je distingue les sous-séries suivantes:

1° *Série A II* a.

Opérations sur *Triton cristatus* à différentes saisons de l'année.

a) *Série A II*a_1. — 8 *Triton cristatus*. Ablation du plexus brachial gauche et amputations bilatérales, le 15 avril 1921.

25 jours après l'opération, un très jeune individu; vers le 30me jour, 5 autres; enfin seulement 40 jours après l'amputation, les 2 derniers individus commencent à montrer des bourgeons de régénération du côté témoin. A cette époque, on ne peut encore déceler, du côté gauche privé d'innervation, aucune trace de régénération, les surfaces des moignons étant de ce côté parfaitement planes. Ce n'est que 85 jours après l'amputation, alors que du côté témoin tous les individus ont déjà dépassé le stade « doigts individualisés » et que les jeunes mains commencent à se pigmenter fortement, ce n'est qu'à ce moment que 5 individus présentent du côté opéré un très jeune bourgeon de régénération. Les trois autres individus conservèrent un moignon cicatriciel invariablement plan, cicatrisé et pigmenté, pendant les 5 mois que dura l'observation.

En résumé, les 8 individus, opérés et amputés en avril, commencèrent à régénérer du côté témoin, 30 jours après l'amputation, en moyenne, tandis que le début de régénération ne devint apparent, du côté opéré, que 85 jours après l'amputation, chez 5 individus, les 3 autres n'ayant pas encore régénéré au bout de 150 jours.

L'écart entre l'apparition du bourgeon de régénération des 2 côtés est de 55 jours (printemps-été).

b) *Série* A *II* a_2. — 13 *Triton cristatus*. Ablation du plexus et amputations bilatérales, le 14 juin 1922.

Dans cette série, je me suis efforcé de perfectionner la technique opératoire, en évitant tout tiraillement des nerfs et en pratiquant des sections aussi exactement définies que possible, suivant les lignes idéales *ab* et *a'b'*. Le niveau d'amputation, lui aussi, fut spécialement précisé et correspondait très exactement au niveau AB passant par les deux têtes articulaires du radius et du cubitus.

20 jours plus tard, toutes les pattes, gauches et droites, se trouvent au stade de «cicatrisation caractéristique». 30 à 35 jours après l'amputation, toutes les pattes témoins possédent des bourgeons de régénération ; les pattes opérées, par contre, manifestent une tendance certaine à la cicatrisation complète. 60 jours

après l'opération, toutes les pattes témoins ont des doigts parfaitement différenciés, tandis que, chez 8 individus, je note pour le côté opéré, dans le procès-verbal, « incertain » ou « encore fermé » ou enfin « début certain de régénération ». 75 jours après l'amputation, les 8 individus dont le comportement était encore douteux, présentent maintenant, du côté gauche opéré, des bourgeons de régénération parfaitement nets; les 5 autres, par contre, conservent une surface d'amputation définitivement cicatrisée et pigmentée pendant toute la durée de l'observation (6 mois). Dans la fig. 14, on voit

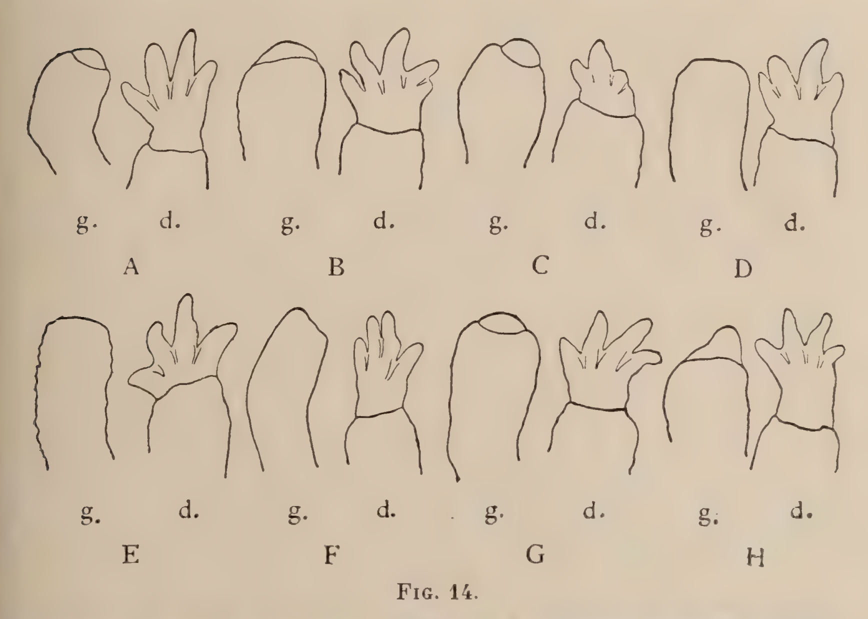


Fig. 14.

Dessins des pattes gauches et droites de 8 individus de la série A II a_2 *(T. cristatus)*. 75 jours après l'amputation et la résection du plexus.

les stades de régénération des deux pattes d'un certain nombre de ces individus, 75 jours après l'amputation. On remarquera la surface d'amputation parfaitement plane des pattes gauches n'ayant pas régénéré, et l'étonnante similitude dans le degré d'évolution de 5 pattes gauches qui ont été le siège d'une poussée régénérative tardive.

En résumé, les individus, opérés au mois de juin, présentèrent un bourgeon de régénération très net, 30 à 35 jours après l'amputation, du côté témoin, tandis que ce n'est que 75 jours après l'amputation

que ce même stade est visible, du côté opéré, chez 8 animaux, 5 n'ayant montré aucune trace de régénération pendant les 6 mois que dura l'expérience.

L'écart minimum entre l'apparition des deux bourgeons de régénération fut de 45 jours.

c) *Série A II* a_3. — 6 *Triton cristatus*. Ablation du plexus brachial et amputations bilatérales, le 12 août 1921.

Le mois d'août est l'époque de l'année où la régénération est la plus rapide. Déjà 20 jours après l'amputation, toutes les pattes témoins montrent un bourgeon de régénération très net. 15 jours après, un certain nombre d'entre elles présentent des « palettes ». 50 jours après l'amputation, toutes les pattes témoins possèdent des petites mains régénérées, avec des doigts plus ou moins complètement formés.

Or, ce n'est que 20 jours plus tard — 70 jours après l'amputation — que, parmi les 6 individus, 3 commencent à régénérer du côté gauche; 10 jours plus tard, deux autres individus, et enfin, seulement 100 jours après l'amputation, le 6me individu commencèrent à régénérer de ce côté.

d) *Série A II* a_4. — 13 *Triton cristatus*. Ablation plus complète du plexus brachial et amputations bilatérales, le 12 août 1921.

Les 13 individus de cette série subissent une première section des nerfs suivant *ab*, puis le bout proximal des trois branches du plexus est saisi avec une pince et, par traction, le plexus est arraché sur une plus grande longueur que dans les séries précédentes.[1]

Je pouvais ainsi espérer soustraire, pour une durée plus longue, le membre à toute influence nerveuse, malgré la brutalité de cette technique à laquelle je n'ai eu recours que tout à fait exceptionnellement.

La régénération des pattes témoins commença dans les mêmes conditions que dans la sous-série précédente. Du côté opéré, par contre, le comportement des pattes fut tout différent. Ce fut seulement 100 jours après l'amputation que se manifesta le premier indice de régénération macroscopiquement décelable chez 4 individus; un 5me individu commença à régénérer 120 jours après l'amputation. Les

[1] Les animaux de cette série ont subi en outre une complication traumatique constituée par la résection de l'artère sous-clavière, afin d'étudier les effets des troubles vasculaires (voir Chapitre II § 4).

8 derniers Tritons, enfin, ne furent le siège d'aucune poussée régénérative pendant les 5 mois que dura l'expérience.

Résumé pour les sous-séries A II a_3 *et A II* a_4. Lorsque l'amputation est pratiquée au mois d'août, le bourgeon de régénération devient apparent du côté témoin 20 jours après l'amputation. Le même stade n'apparaît, dans les pattes opérées, que 70 jours après l'amputation si la section des nerfs est faite au niveau habituel *ab*, cent jours au moins après l'amputation, lorsque le plexus est supprimé sur une plus grande longueur.

Dans 11 cas où il y eut une régénération tardive, celle-ci ne devint manifeste que lorsque la régénération du côté témoin avait déjà abouti à la formation d'une main virtuellement régénérée.

Sur 19 individus, 8 n'ont présenté aucune trace de régénération pendant 5 mois.

L'écart dans la date d'apparition du bourgeon de régénération a été respectivement, les conditions opératoires étant légèrement variables, de 50 et de 80 jours (mois d'août).

2° *Série A II* b.

Opérations sur *Triton alpestris* à différentes saisons de l'année.

a) *Série A II* b_1. — 10 *T. alpestris.* Ablation du plexus et amputations bilatérales, le 13 avril 1921.

Au bout de 30 jours, la régénération devient visible du côté témoin, se poursuit normalement et est pratiquement effectuée 3 mois après l'amputation. A ce moment seulement, on peut déceler un début de régénération du côté des pattes privées de nerfs chez 3 individus. Les 7 autres n'ont présenté aucune trace de régénération jusqu'à la fin du mois de septembre, c'est-à-dire 5 mois et demi après l'amputation.

b) *Série A II* b_2. — 11 *T. alpestris.* Résection du plexus brachial gauche exactement suivant les lignes idéales *ab* et *a'b'* et amputations bilatérales suivant AB, le 2 août 1921.

Les pattes témoins sont le siège d'une régénération très précoce, car c'est 15 jours après l'amputation qu'un certain nombre d'entre elles montrent déjà de jeunes bourgeons de régénération, tandis que 5 jours plus tard ce bourgeon est apparent chez tous les individus. 65 jours après l'amputation, alors que, du côté témoin, tous les doigts sont déjà fortement individualisés, 5 individus seulement

présentent un début de régénération du côté gauche opéré. Les 6 autres, par contre, présentent une surface de recouvrement cicatriciel parfaitement plane et ne manifestent aucune régénération

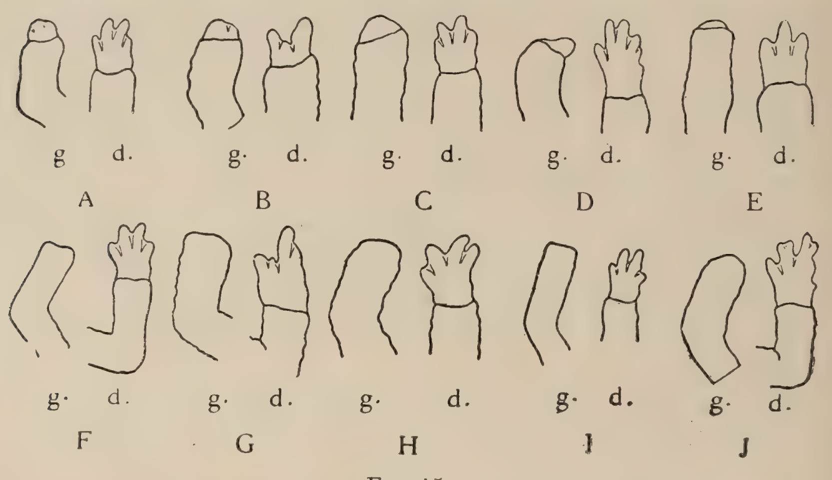


Fig. 15.
Dessins des deux pattes de 10 individus de la série A II b_2 (*T. alpestris*), 75 jours après l'amputation et la résection des nerfs du plexus.

pendant toute la durée de l'expérience (5 mois). Les dessins de la fig. 15, effectués 75 jours après l'opération, mettent bien en évidence la différence dans les stades de régénération des pattes droites témoins et des pattes gauches, privées d'innervation.

c) *Série A II* b_3. — 15 *T. alpestris.* Après une première section des nerfs du plexus suivant *ab*, le bout proximal de ces nerfs est repris avec une pince et fortement tiraillé. Ainsi des segments plus longs du plexus ont pu être extraits. Dans beaucoup de cas, l'examen du bout ainsi extirpé a montré que la rupture devait s'être faite à l'origine même des paires rachidiennes. Le procédé employé ici est donc celui de la série A II a_4, où l'on avait constaté le maximum de retard dans l'apparition des régénérats du côté privé d'innervation [1]. L'opération, suivie d'amputations bilatérales suivant AB, fut faite le 12 août 1921.

[1] J'ai classé les séries A II a_4 et A II b_3 parmi les opérations ordinaires parce que des interventions de ce genre présentent un caractère trop aléatoire quant à leur réussite pour que l'on puisse parler avec certitude d'ablation de nerfs suivant un niveau supérieur. Dans cette série l'artère sous-clavière fut également réséquée, comme dans la série A II a_4 (voir Chap. II, § 4).

Pour ce qui concerne la régénération des pattes témoins, les remarques faites à propos de la série A II b_2 s'appliquent également ici : début général de la régénération 15 à 20 jours après l'amputation; 40 jours après, les doigts régénérés sont individualisés et sortis de la masse générale du régénérat. A ce moment — 65 jours après l'amputation — les surfaces de section de toutes les pattes gauches sont recouvertes d'un tissu cicatriciel plus ou moins jeune, sans aucune trace de régénération. Ce n'est que plus tard, 90 jours après l'amputation, que la régénération devient apparente chez deux individus, les 13 autres ayant des moignons cicatriciels fermés et définitivement cicatrisés.

Résumé pour les séries A II b_2 *et A II* b_3. Les pattes de *T. alpestris*, amputées en août, régénèrent avec une très grande rapidité et montrent un début de régénération déjà 15 jours après l'amputation. Du côté où le plexus brachial a été extrait par résection, la régénération devient apparente 65 jours après l'amputation, mais seulement au bout de 90 jours si l'extraction des nerfs du plexus a été pratiquée par la méthode de l'arrachement. Si le retard est de 45 à 50 jours dans le premier cas, il monte à 70-75 jours dans le deuxième.

Sur 26 individus, 19 ne manifestèrent aucune régénération apparente pendant au moins 6 mois.

3° *Série A II* c.

Opérations sur *Triton palmatus*.

12 *T. palmatus*. Résection du plexus suivant *ab-a'b'* et amputations bilatérales suivant AB, le 11 avril 1921.

25 ou 30 jours après l'amputation, toutes les pattes témoins sont en train de régénérer visiblement et, 100 jours après, on peut considérer la régénération de ces pattes comme virtuellement terminée.

A ce moment, aucune des pattes opérées ne présente la moindre trace de régénération : les moignons cicatriciels sont complètement fermés et pigmentés et ne se distinguent en rien de la peau environnante. Cet état persiste jusqu'à la fin du mois d'octobre, 200 jours après l'amputation.

La fig. 16 montre l'état de régénération des pattes témoins, 100 jours après l'amputation, et, en même temps, l'absence complète de toute poussée régénérative du côté opéré.

Il ressort de l'ensemble des résultats de la série A II, comprenant 88 individus, opérés à toutes les époques de l'année et appartenant à 3 espèces différentes de Tritons, que, dans tous les cas, l'ablation des branches du plexus se fait sentir d'une façon certaine et que le

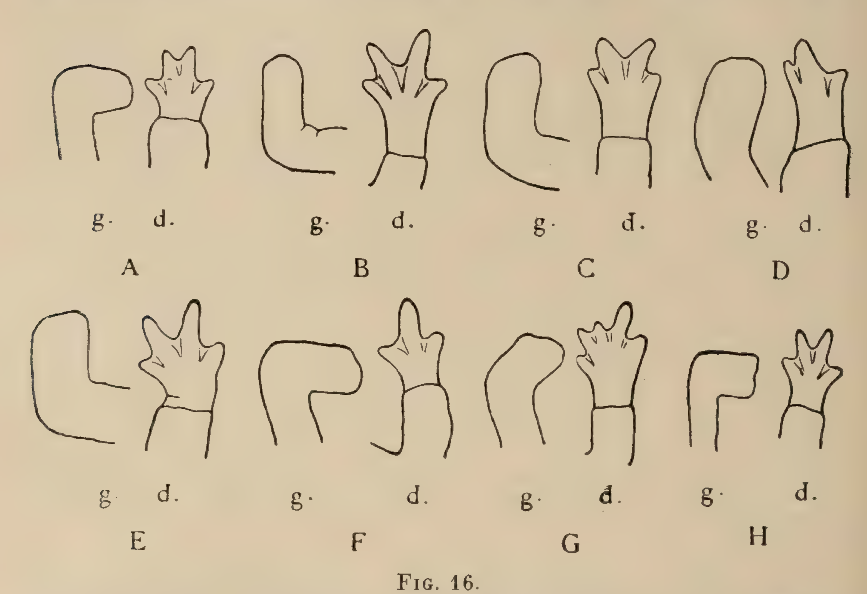


Fig. 16.

Dessins des deux pattes de 8 individus de la série A II *c* *(T. palmatus)*, 100 jours après l'amputation et la résection des nerfs du plexus. (Gross. environ × 5,5.)

résultat, parfois très variable, ne dépend pas, en tout cas, des espèces utilisées. Dans la suite de cette recherche, les différentes espèces de Tritons ont pu être ainsi employées d'une façon indifférente, leur comportement étant sensiblement identique.

§ 4. *Série A III. Résection d'un tronçon médian du plexus brachial, amputations à niveaux variables.*

1º *Série A III* a.

Résection du plexus brachial suivant *ab-a'b'*,
amputation suivant une région proximale du zeugopode *(C D)*.

La fig. 17 montre que, tandis que le niveau de section des nerfs reste toujours le même (méthode opératoire A), le niveau d'amputa-

tion intéresse maintenant une région CD, située directement au-dessous du coude.

12 *T. alpestris.* Les deux opérations sont pratiquées simultanément, le 4 août 1921.

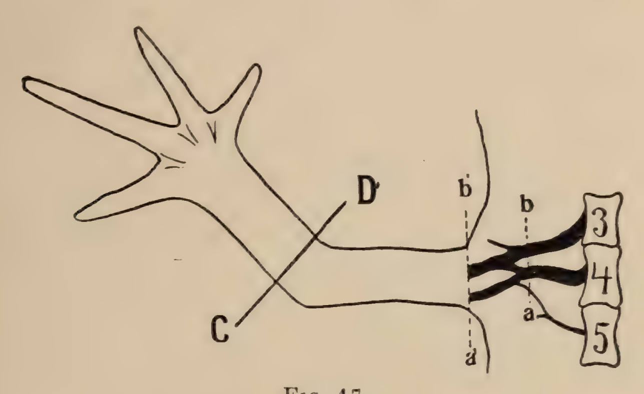


Fig. 17.
Schéma des données opératoires de la série A III *a*.

Comme après toutes les interventions faites en août, la régénération est très rapide : 15 jours après l'amputation, la moitié ; 5 jours plus tard, la totalité des individus présentent des bour-

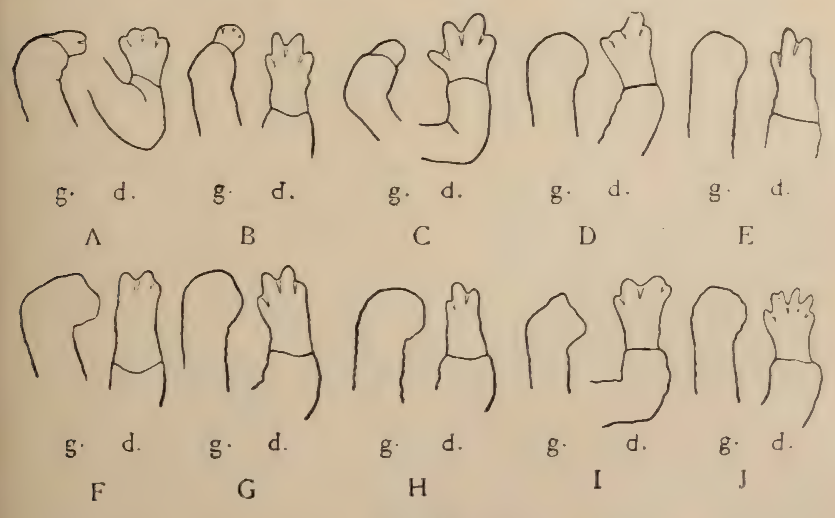


Fig. 18.
Dessins des deux pattes de 10 individus de la série A III *a*.

geons de régénération macroscopiquement décelables du côté témcin. 55 jours après l'amputation, les pattes témoins montrent des doigts indiqués, mais qui ne sont cependant pas encore entièrement individualisés. C'est à ce moment seulement que 3 individus montrent, du côté opéré, un très jeune, mais indiscutable bourgeon de régénération qui continue à s'accroître très rapidement, comme le montrent les dessins de la fig. 18, faits 65 jours après l'opération. La comparaison avec les pattes de la série A II b_2 (fig. 15), dessinées 10 jours plus tard, montre que les régénérats gauches de la série présente sont plus avancés dans leur évolution que ceux de la série A II b_2, où le niveau de section des nerfs est le même, mais le niveau d'amputation plus distal. Les 9 autres individus de la série n'ont présenté, pendant les 6 mois de l'expérience, que des moignons cicatriciels parfaitement plans.

En résumé, lorsque l'amputation porte sur une région plus proximale du bras, le niveau de section des nerfs étant le même, l'écart entre le moment d'apparition de la régénération des deux côtés considérés n'est plus que de 40 jours (en été) et devient ainsi plus petit que dans le cas d'une amputation plus distale.

2° *Série A III* b.

Résection du plexus brachial suivant le niveau *ab-a'b'*, amputation dans une région distale du stylopode (niveau E F).

Comme le montre le schéma (fig. 19), le niveau d'amputation a été reporté cette fois dans le bras. En réalité, les niveaux réels

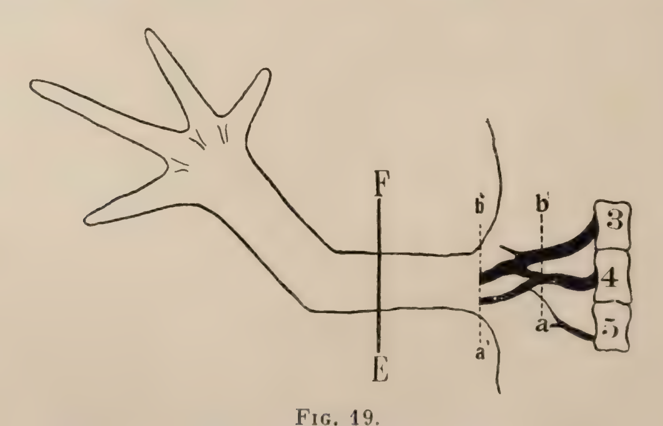


Fig. 19.
Schéma des données opératoires de la série A III *b*.

d'amputation ont dû être quelques fois plus proximaux que ne l'indique la ligne EF. Dans ces amputations, en effet, l'humérus, par suite de la rétraction des muscles, fait souvent saillie et il est alors indispensable de réamputer, si l'on veut éviter une infection certaine. Je puis cependant ajouter que, dans aucun cas, les amputations de ces séries n'ont porté sur un niveau plus proximal que la première moitié du stylopode.

a) *Série A III* b_1. — 10 *T. cristatus*. Résection du plexus et amputations bilatérales, les 10 et 12 août 1921 [1].

La régénération, très rapide en cette saison, débute macroscopiquement, du côté témoin, 15 à 20 jours après l'amputation. Du côté opéré, 1 des individus commença à régénérer 35 jours après la résection des nerfs, 4 individus, au bout de 45 jours, 3 individus, enfin, 55 jours après l'opération nerveuse. Les deux derniers individus n'ont présenté aucune régénération jusqu'à la fin de l'expérience (7 mois).

Le retard moyen de l'apparition du bourgeon de régénération du côté opéré, par rapport au côté témoin, est ainsi, dans cette série, de 20 à 25 jours.

b) *Série A III* b_2. — 17 *T. alpestris*. Résection du plexus, et amputations bilatérales vers le milieu du bras, le 15 août 1922.

Du côté témoin, la régénération débute entre le 15me et le 20me jour après l'amputation. Rien n'est encore visible en ce moment du côté opéré. 40 jours après l'amputation, les pattes témoins montrent généralement des régénérats volumineux avec, très fréquemment, des indications des futurs doigts, et ce n'est qu'à ce moment que le bourgeon de régénération devient apparent, du côté opéré, chez 4 individus. 10 jours plus tard, 10 autres individus montrèrent aussi un début de régénération à gauche. 2 individus ne commencèrent à régénérer que vers le 60me et le 65me jour; un individu, enfin, était en ce moment complètement cicatrisé et pigmenté et ne régénéra pas pendant toute la durée de l'expérience (4 mois et demi).

[1] Comme dans deux séries déjà signalées, les animaux de la série A III b_1 ont subi, outre la résection des nerfs du plexus, la résection de l'artère sous-clavière afin d'établir le rôle possible des troubles vasculaires. (Voir Chap. II, § 4.)

La fig. 20 montre la différence dans la régénération des deux pattes considérées, pour un certain nombre de ces individus, 55 jours après l'amputation.

Résumé pour les séries A III b_1 et *A III* b_2. — Lorsque l'amputation des membres porte non plus sur le zeugopode, mais sur la région inférieure ou médiane du stylopode, le résultat change

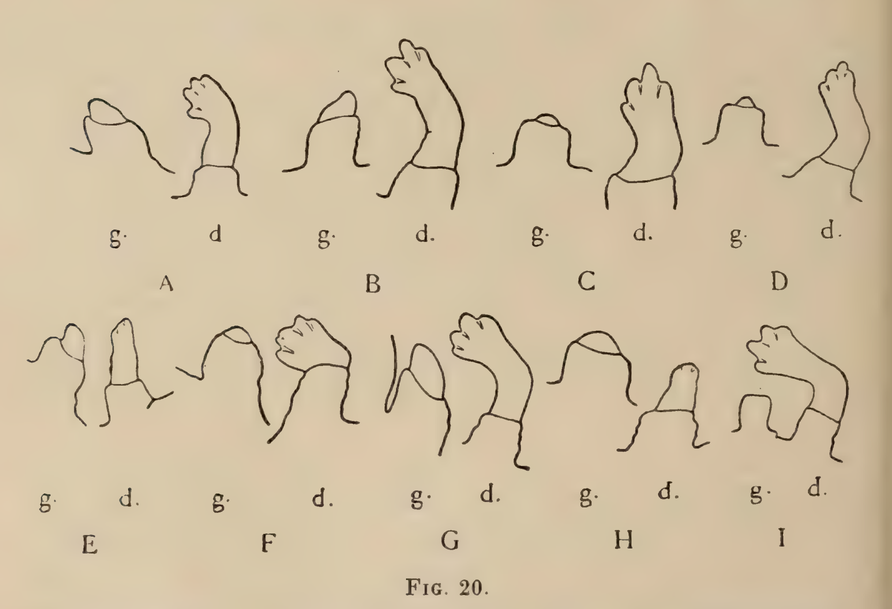


Fig. 20.

Dessins des deux pattes de 9 individus de la série A III b_2, 55 jours après l'amputation et la résection du plexus.

d'aspect. La régénération du côté opéré devient plus précoce et, pour un individu parmi 27, elle commence déjà 35 jours après l'amputation et n'est ainsi en retard, par rapport au côté témoin, que de 20 jours. 21 individus commencent à régénérer 40 et 50 jours après l'amputation, 2 encore plus tard ; enfin 3 seulement sur 27 n'ont présenté aucune régénération pendant toute la durée de l'expérience du côté où l'innervation avait été supprimée, et gardèrent pendant plus de 6 mois des moignons complètement fermés et pigmentés.

Le retard moyen d'apparition du bourgeon de régénération sur la patte opérée est ici de 25 jours.

3° *Série A III* c.

Résection du plexus brachial suivant les niveaux *ab-a'b'*, amputation dans une région proximale du stylopode (G H).

Le schéma (fig. 21) montre l'invariabilité du niveau de section des nerfs, tandis que l'amputation des pattes est pratiquée, cette fois, presque au ras de l'épaule. Comme j'avais, l'année pré-

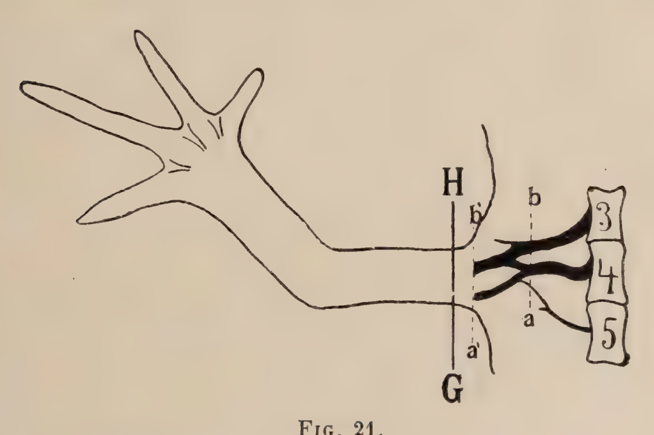


FIG. 21.
Schéma des données opératoires de la série A III *c*.

cédente, remarqué la variabilité de la vitesse d'apparition du bourgeon de régénération du côté opéré, en fonction du niveau d'amputation, j'ai refait cette opération en 1922, à la même époque de l'année, et sur un nombreux matériel.

30 *T. alpestris* subissent la résection du plexus et l'amputation bilatérale, le 2 et le 10 août 1922.

Du côté témoin, la régénération, toujours précoce au mois d'août, débute, sous forme d'un bourgeon de régénération chez nombre d'individus, 15 jours après l'amputation. 20 jours plus tard, toutes les pattes témoins montrent, soit un gros cône de régénération, soit une «palette», avec un faible début de différenciation des doigts. A cette époque — 35 jours après l'amputation — 15 individus présentent du côté où l'innervation avait été interrompue, un bourgeon de régénération macroscopiquement décelable. 10 jours plus tard, — 45 jours après l'amputation — 7 autres individus commencent à régé-

nérer du côté opéré; le 55me jour, la régénération devient visible chez 3 animaux, enfin, vers le 65me jour, le bourgeon apparaît chez 3 autres individus. 2 Tritons seulement n'ont été le siège d'aucune poussée régénérative, pendant les 6 mois d'observation.

Il résulte de cette série que lorsque l'amputation est pratiquée au ras de l'épaule, l'opération nerveuse étant la même, l'écart dans le

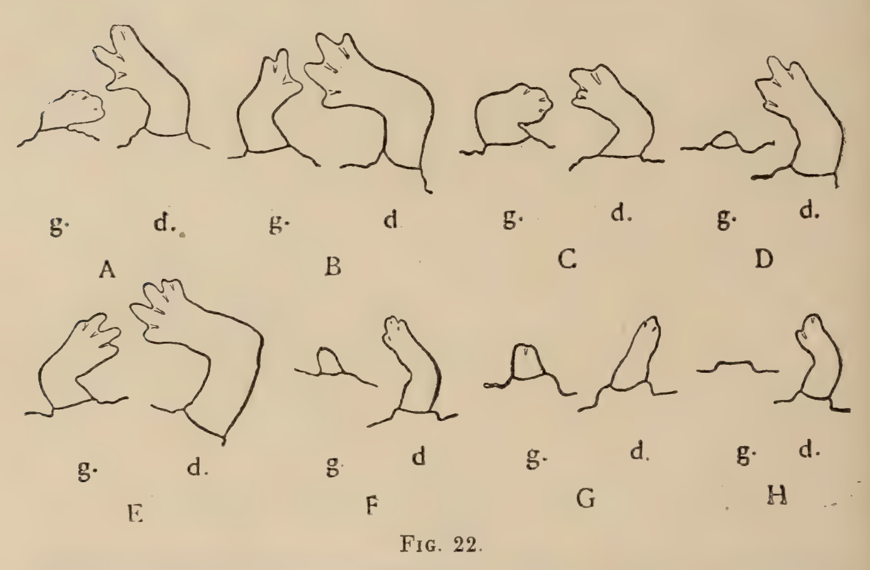


Fig. 22.

Dessins des deux pattes de 8 individus de la série A III *c*, 75 jours après l'amputation et la résection du plexus.

moment d'apparition de la régénération du côté gauche, par rapport au côté témoin des mêmes individus, n'est plus que de 20 jours environ. Le pourcentage d'individus n'ayant pas du tout régénéré du côté témoin est extrêmement faible. La fig. 22 illustre l'état des pattes opérées et des pattes témoins, 75 jours après l'amputation.

Si l'on remarque, du côté opéré, une reprise du pouvoir régénérateur plus précoce lorsque l'on déplace dans le sens proximal les niveaux d'amputation, que se passera-t-il si, pour un même niveau d'amputation, celui de la section des nerfs diffère? C'est à cette question que tend à répondre la série suivante:

§ 5. *Série A IV. Résection d'un tronçon proximal du plexus, amputations à des niveaux variables.*

1° *Série A IV* a.

Résection des branches du plexus suivant *cd-a'b'*,
amputations bilatérales dans le zeugopode (suivant A B).

La méthode opératoire, utilisée dans toutes les séries précédentes (méthode A), et qui consistait en une simple ouverture au scalpel de la région sous-scapulaire, est insuffisante ici. D'après le but proposé

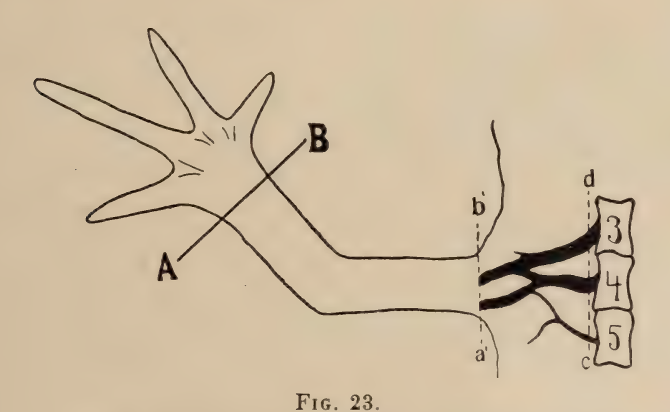


Fig. 23.
Schéma des données opératoires des séries A IV *a*.

il s'agit d'atteindre les 3 branches du plexus depuis leur origine, à la sortie même des ganglions spinaux (niveau *cd*) (fig. 23). Aussi, dans toutes les sous-séries suivantes, la méthode B, décrite plus haut a-t-elle été employée exclusivement : asepsie rigoureuse et soins post-opératoires spéciaux. Pour éviter un trop grand traumatisme (l'ouverture le long de la colonne vertébrale porte sur un secteur de 1 et demi à 2 centimètres et toutes les côtes et apophyses transverses doivent être sectionnées), j'ai amputé, dans la règle, les animaux 1 ou 2 jours avant l'opération sur les nerfs.

Normalement, j'extrayais pour chaque branche du plexus un segment de 5 à 8 mm., quelquefois davantage. En principe, le plexus tout entier était extirpé. Cette résection a été pratiquée méthodiquement, sans traction inutile et sans lésion de l'artère sous-clavière.

J'ai toujours eu soin de sectionner non seulement les deux branches du plexus, mais aussi le Vme nerf spinal, de façon à pratiquer des ablations véritablement complètes.[1]

a) *Série A IV* a_1. — 28 *T. cristatus.* Résection du plexus brachial suivie d'amputations bilatérales (AB) le 14 mai (9 individus), le 14 juin (4 individus), et le 21 juillet 1922 (15 individus).

Du côté témoin, le bourgeon de régénération commence à être visible au bout de 30 jours pour la série du mois de mai, de 25 jours pour la série de juin et de 20 jours pour la série de juillet.

35 à 50 jours après l'amputation, les surfaces de section du côté gauche sont pour la plupart entièrement recouvertes par la peau et se pigmentent d'une façon définitive. 105 jours après l'amputation, 1 des individus opérés au mois de mai; 100 jours après l'opération, 2 des individus amputés en juillet, présentent du côté gauche des jeunes bourgeons de régénération qui évoluent dans la suite normalement.

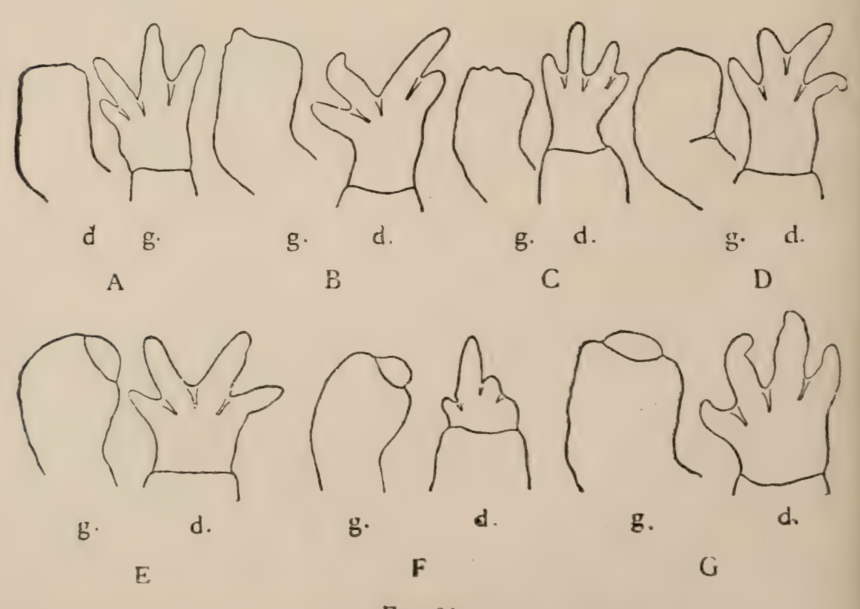


FIG. 24.
Dessins des deux pattes de 7 individus de la série A IV a_1, 105 jours après l'amputation et la résection du plexus.

[1] Il va sans dire que dans les séries A I à A III la suppression du Vme nerf a été également toujours effectuée.

La fig. 24, dessinée 105 jours après l'amputation, montre, pour un même stade de régénération du côté opéré, dans les trois cas, (E, F et G) des régénérats infiniment plus évolués, du côté témoin, que cela n'est le cas, par exemple, pour les séries A II a_2 et A II b_2 (fig. 14 et 15).

L'écart dans l'apparition du bourgeon de régénération du côté opéré, par rapport au côté témoin, s'élève dans cette série à 75-80 jours.

b) *Série A IV* a_2. — 12 *T. alpestris.* Même opération et amputations, effectuées le 5 août 1922.

Du côté témoin, la régénération devient décelable vers le 15me jour après l'amputation et se poursuit normalement jusqu'au 85me jour, époque à laquelle les mains se trouvent être parfaitement reconstituées, avec des doigts différenciés et bien individualisés. A ce moment seulement, le bourgeon de régénération devient visible du côté opéré chez l'un des individus et chez un autre 10 jours plus tard — 95 jours après l'amputation. Tous les autres individus n'ont présenté aucune régénération du côté gauche pendant plus de cinq mois. L'écart minimum dans l'apparition de la régénération des deux côtés du même individu est ici de 70 jours.

En résumé, la résection du plexus brachial dès son origine, l'amputation étant pratiquée dans une portion distale du zeugopode, ne permet la reprise du pouvoir régénérateur, du côté opéré, que chez 5 individus sur 40, cette reprise se faisant avec un retard minimum de 70 jours.

2° *Série A IV* b.

Résection des branches du plexus suivant *cd-a'b'*,
amputations bilatérales dans le stylopode (suivant G H).

La méthode opératoire utilisée ici est identique à la précédente en ce qui concerne le niveau de section des nerfs. Un coup d'œil jeté sur la fig. 25 montre qu'elle diffère cependant quant au niveau d'amputation choisi, qui passe presque au ras de l'épaule.

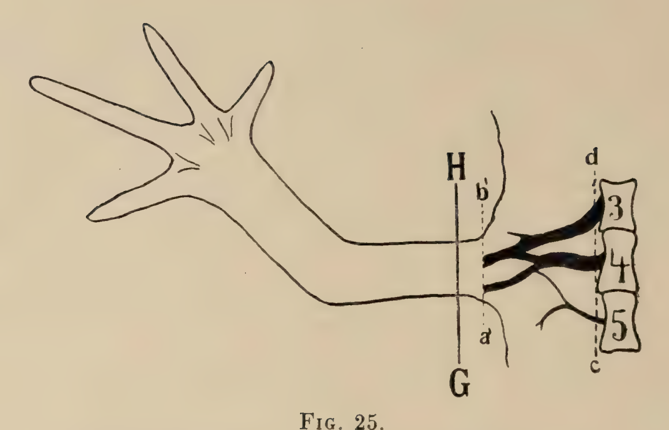


Fig. 25.

Schéma des données opératoires des séries A IV *b*.

a) *Série A IV* b_1. — 13 *T. alpestris*. Ablation du plexus depuis son origine sur une longueur de 6 à 8^{mm} et amputations bilatérales (GH) le 7 août 1922.

Du côté témoin, la régénération est précoce; on note des bourgeons de régénération bien conformés, déjà 15 jours après l'amputation. Du côté opéré, rien n'est visible avant le 50 ou 55me jour, date à laquelle des bourgeons parfaitement nets apparaissent chez six individus. A ce moment, les pattes témoins montrent déjà de longs régénérats avec des doigts bien différenciés. 65 jours après l'amputation, deux autres individus commencent à régénérer, tandis que les cinq individus qui restent présentent une cicatrisation de leurs moignons gauches qui sera définitive. La peau a si bien recouvert la cicatrice d'amputation que, dans quelques cas, plus rien n'indique maintenant l'emplacement du bras qui s'y trouvait antérieurement.

La fig. 26 montre des dessins de cette série faits 75 jours après l'amputation, et la comparaison avec la fig. 22 illustrera mieux que toute explication verbale la différence d'évolution des régénérats pour des individus de même espèce, amputés à la même époque de l'année, dessinés le même nombre de jours après l'amputation et qui n'ont entre eux d'autre différence que celle consistant dans le niveau plus ou moins proximal de résection du plexus.

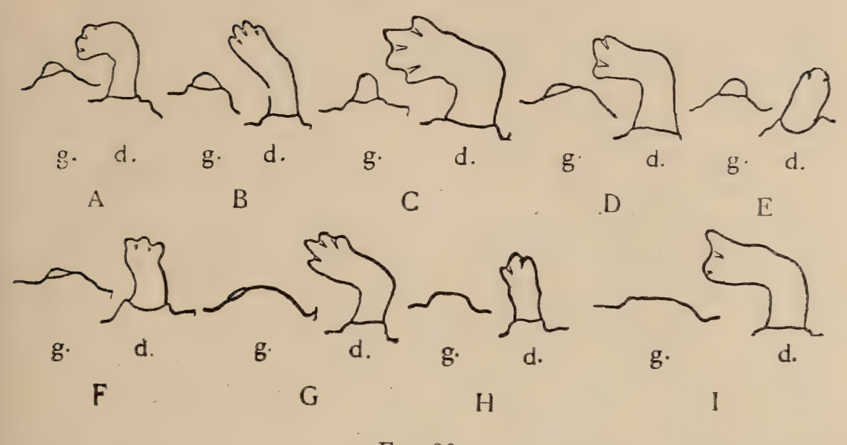


Fig. 26.
Dessins des deux pattes de 9 individus de la série A IV b_1, 75 jours après l'amputation et la résection du plexus.

b) *Série A IV* b_2. — 15 *T. cristatus.* Ablation du plexus près de son origine, amputations à ras de l'épaule, le 17 juillet 1923.

20 jours après l'amputation, l'épaule du côté témoin présente un bourgeon bien visible; 30 jours après, une petite main ayant déjà les doigts bien indiqués apparaît au bout d'un régénérat long de quelques millimètres, chez tous les individus. C'est à ce moment seulement, 50 jours après l'amputation, qu'un bourgeon de régénération est visible à gauche chez 3 Tritons; 10 jours plus tard, la régénération débute chez deux autres individus; les 10 individus restants ne présentèrent, dans la suite, aucune trace de régénération du côté opéré. A l'heure actuelle, trois ans après l'amputation, l'emplacement de l'ancien bras est entièrement cicatrisé et pigmenté chez les six individus qui vivent encore.

En résumé, sur 28 individus qui avaient subi l'extraction complète du plexus brachial, mais dont les pattes antérieures avaient été amputées de façon à ne laisser subsister que la tête articulaire de l'humérus, quatre individus commencèrent à régénérer du côté opéré, 50 jours après l'amputation, présentant ainsi un retard minimum de 30 à 35 jours par rapport au côté témoin; puis du 50me au 60me jour, le phénomène apparut chez cinq autres individus; enfin, 60 à 65 jours après l'amputation, quatre autres individus régénérèrent à leur tour. 15 individus sur 28 se sont

révélés incapables de toute poussée régénérative du côté où le plexus brachial avait été si radicalement supprimé.

B. Opérations sur les pattes postérieures.

Bien que les travaux de Hines et de Walter aient porté uniquement sur les pattes postérieures, et que ces deux auteurs aient conclu à une action du système nerveux sur la régénération de ces membres, j'ai cru néanmoins utile de refaire les expériences de mes devanciers avec une méthode opératoire précise, dans le but surtout de constituer une expérience préliminaire devant servir de base pour des recherches ultérieures plus approfondies.

Deux séries d'expériences seulement ont été faites sur les pattes postérieures, le niveau de section des nerfs étant, soit *a b*, soit *c d*, tandis que le niveau d'amputation, lui, était invariable et portait sur la région A B du zeugopode. Dans les deux cas, l'asepsie a été nécessaire pour éviter les infections, qui, sans cela, sont particulièrement fréquentes après les opérations portant sur le plexus crural.

§ 6. *Série A V. Résection d'un tronçon médian du plexus crural, amputations dans le zeugopode (A B).*

La fig. 27 montre que le niveau de section des nerfs du plexus crural est situé approximativement à mi-chemin entre la colonne vertébrale et la naissance de la cuisse. Quant au niveau d'amputation, il correspond très exactement au niveau similaire des pattes antérieures, c'est-à-dire qu'il est situé directement au-dessus du tarse et l'amputation enlève seulement les deux têtes articulaires du tibia et du péroné.

La méthode opératoire employée ici, bien que n'étant pas strictement la méthode B, s'en rapproche beaucoup. Les 16 *T. cristatus*, de cette série subissent l'opération et les amputations, le 9 septembre 1922.

La régénération des pattes postérieures se fait un peu plus lentement que celle des pattes antérieures: 30 jours après l'amputation, six individus seulement témoignent d'une régénération macroscopiquement visible du côté des pattes témoins et ce n'est que 10 jours après que tous les individus possèdent un bourgeon de régénération, du côté où les pattes ont été simplement sectionnées. La comparai-

son avec d'autres individus amputés des pattes antérieures montre que ce n'est pas la saison seule qui agit comme facteur de ralentissement de la régénération, celle-ci étant encore très rapide pen-

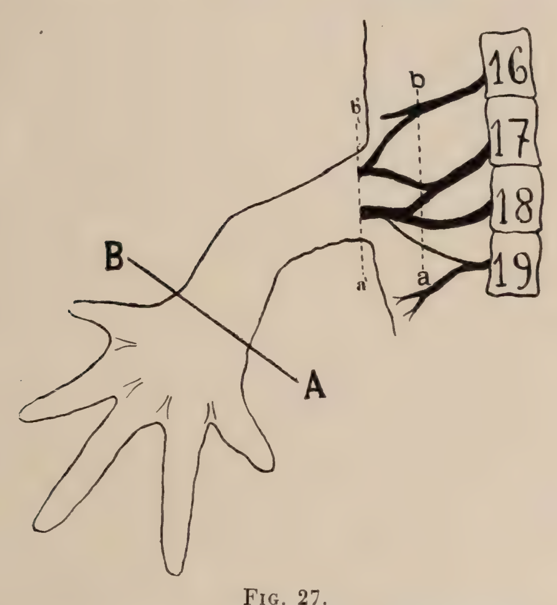


Fig. 27.
Schéma des données opératoires de la série A V.

dant les mois de septembre et d'octobre, mais qu'il y a là une différence essentielle entre les membres antérieurs et postérieurs. 55 jours après l'amputation, les régénérats des pattes témoins montrent des sillons plus ou moins prononcés qui indiquent l'emplacement des futurs doigts; 20 jours plus tard, les doigts sont très bien différenciés et commencent à s'isoler en sortant de la masse commune du régénérat. Trois mois après l'amputation, la régénération peut être considérée comme pratiquement terminée, les quatre ou cinq doigts sont bien formés et déjà fortement pigmentés.

Du côté des pattes gauches, privées d'innervation, on remarque les mêmes phénomènes que ceux qui ont été décrits pour les pattes antérieures. Bien que l'épaiseur de la patte postérieure soit beaucoup plus considérable que celle de la patte antérieure, l'établissement de la cicatrice ne prend guère plus de temps. 35 à 40 jours après l'amputation, toutes les pattes opérées de cette série présen-

tent une surface d'amputation, recouverte d'un tissu cicatriciel, qui ne diffère de celui de la patte antérieure que par quelques rides disposées radiairement et convergeant toutes vers le centre. A partir de ce moment, le comportement ultérieur des pattes opérées diffère d'un individu à l'autre. Chez les uns (10 individus), la petite zone centrale de tissu cicatriciel encore jeune se transforme peu à peu en un épiderme d'aspect normal; deux mois après l'opération, la surface d'amputation est absolument plane et recouverte d'un tissu dur et entièrement pigmenté. Chez les autres (6 individus) la petite zone centrale ne disparaît pas; elle perd son caractère presque embryonnaire, acquiert une pigmentation plus sombre, mais reste mince, lisse et brillante.
65 jours après l'amputation, un premier individu, 10 jours après, trois autres, enfin, 80 jours après l'amputation, les deux derniers individus présentent, du côté opéré, des bourgeons de régénération qui finissent par évoluer normalement.

§ 7. *Série A VI. Résection d'un tronçon proximal du plexus crural, amputations dans le zeugopode (AB).*

La fig. 28 montre que le niveau *c d* de la section proximale des branches du plexus passe, comme pour les séries correspondantes des pattes antérieures, au ras des quatre ganglions spinaux, dont la recherche est particulièrement délicate surtout pour le 1er et le 4me. Il va sans dire qu'ici la méthode B est de rigueur, l'ouverture atteignant facilement 2 cm. de longueur. L'extraction du plexus se fait alors sur une longueur de 5 à 8^{mm}. Les amputations sont les mêmes que dans la série précédente.

L'ablation du plexus des 14 *T. cristatus*, de cette série, ainsi que l'amputation bilatérale, sont pratiquées le 13 septembre 1922.

Le comportement des pattes témoins est identique à celui des pattes droites de la série précédente: 30 à 40 jours après l'amputation, apparaît le bourgeon de régénération qui continue à évoluer normalement.

Les pattes opérées sont, en ce moment, recouvertes d'un tissu cicatriciel qui n'a, cependant, encore rien de définitif. Cet état de cicatrice pigmentée, mais à aspect jeune et poli, persiste chez trois individus. Les 11 autres individus présentent, deux mois après l'amputation, des surfaces cicatricielles définitivement fermées et

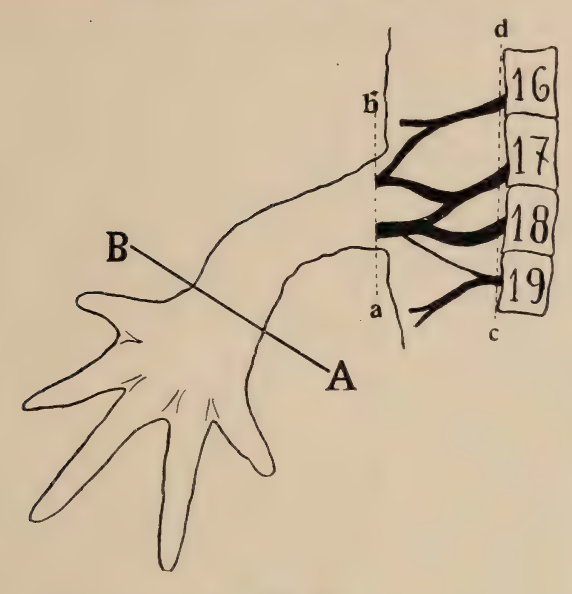


Fig. 28.
Schéma des données opératoires de la série A VI.

complètement noires. 85 jours après l'amputation, un jeune bourgeon de régénération devient visible chez l'un des individus à cicatrice lisse et polie, 10 jours plus tard, chez les deux autres. La suite des phénomènes régénératifs dans ces individus ne présente désormais plus rien de particulier.

Des résultats des deux séries précédentes, il ressort d'emblée qu'il n'y a aucune différence essentielle dans le comportement des pattes postérieures par comparaison avec ce qui se passe pour les pattes antérieures. Sur les 16 individus de la Vme série, à niveau de section *a b*, six ont commencé à régénérer après un retard moyen de 75 jours (minimum 65 jours), par rapport à la patte témoin.

Sur 14 individus de la VIme série, où les pattes ont été amputées au même niveau, mais dans lesquels les nerfs ont été sectionnés suivant la ligne plus proximale *cd*, le retard dans le début de la régénération du côté opéré s'accroît et atteint un minimum de 85 à 95 jours. Dans les deux séries, 21 individus sur 30 n'ont été le siège d'aucune régénération pendant toute la durée de l'expérience, c'est-à-dire pendant quatre mois.

TABLEAU I. — RÉCAPITULATION DES SÉRIES A.

Série	Date des opérations	Nombre d'individus	Niveaux d'amputation des pattes	Niveaux de section des nerfs du plexus	Régénération apparente: Côté témoin Nombre de jours	Régénération apparente: Côté opéré Nombre de jours	Régénération apparente: Côté opéré Nombre d'individus	Ecart dans l'apparition de la régénération des 2 pattes	Absence complète de régénération Nombre d'individus
Série A I ..	Janvier 1921	21	A–B	*a b*	40–45	110	14	70 jours	7
Série A IIa_1	Avril 1921	8	A–B	*a b – a' b'*	30	85	5	55 jours	3
» A IIa_2	Juin 1922	13	id.	id.	30	75	8	45 »	5
» A IIa_3	Août 1921	6	id.	id.	20	70	3	50 »	0
» A IIa_4	» 1921	13	id.	extraction par tiraillement	20	100	4	80 »	8
Série A IIb_1	Avril 1921	10	A–B	*a b – a' b'*	30	90	3	60 jours	7
» A IIb_2	Août 1921	11	id.	id.	15–20	65	5	45–50 »	6
» A IIb_3	» 1921	15	id.	extraction par tiraillement	15–20	90	2	70–75 »	13
Série A II*c* .	Avril 1921	12	A–B	*a b – a' b'*	25–30	—	—	—	12
Série A III*a*	Août 1921	12	C–D	*a b – a' b'*	15–20	55	3	35–40 jours	9
Série A IIIb_1	Août 1921	10	E–F	*a b – a' b'*	15–20	35	1	20–30 jours	2
» A IIIb_2	» 1922	17	id.	id.	15–20	40 (50)	4	20–30 »	1
Série A IIIc	Août 1922	30	G–H	*a b – a' b'*	15–20	35	15	15 à 20 jours	2
Série A IVa_1	Mai 1922	9	A–B	*c d – a' b'*	30	105	1	75 jours	8
	Juin 1922	4	id.	id.	25	—	—	—	4
	Juillet 1922	15	id	id.	20	100	2	80 »	13
» A IVa_2	Août 1922	12	id.	id.	15–20	85 (95)	2	70–80 »	10
Série A IVb_1	Août 1922	13	G–H	*c d – a' b'*	15–20	50–55	6	30–40 jours	5
» A IVb_2	Juillet 1923	15	id.	id.	20	50	3	30 »	10
Série A V .	Sept. 1922	16	A–B pattes postér	*a b – a' b'* plexus crural	30	65–75	3	35–45 jours	10
Série A VI	Sept. 1922	14	A–B pattes postér.	*c d – a' b'* plexus crural	30	85–95	3	55–65 jours	11

§ 8. *Récapitulation.*

De l'ensemble des expériences rapportées dans ce chapitre, dans lesquelles il était pratiqué d'un côté, et simultanément, l'amputation et la résection du plexus nerveux correspondant, tandis que l'autre côté subissait une amputation simple et symétrique et servait de témoin, il se dégage un premier fait extrêmement important et net, celui d'une *inhibition temporaire ou définitive du pouvoir régénérateur du côté privé d'innervation.*

Il suffit de jeter un coup d'œil sur le tableau récapitulatif pour constater que les 276 individus en expérience ont présenté, sans exception, une régénération normale du côté témoin, tandis que la régénération n'a commencé, du côté privé d'innervation, qu'avec un retard variable, mais toujours net par rapport au côté témoin. Il y a donc, sous l'influence de la suppression des branches du plexus innervant les pattes antérieures ou postérieures, un arrêt du pouvoir régénérateur. Cet arrêt se montre définitif dans 146 individus, soit 52,9 %, tandis que les autres manifestent plus ou moins tardivement une reprise du pouvoir régénérateur. L'écart entre la patte témoin et la patte opérée est toujours tel que la première présente un régénérat avancé, avec des doigts déjà différenciés ou en voie de formation, lorsque la patte opérée montre les premiers indices d'un début de régénération. Il est donc évident que l'interruption globale de l'innervation supprime, au moins temporairement, une des conditions essentielles de la régénération normale.

Lorsque, d'autre part, on compare d'une série à l'autre, la valeur du retard manifesté par la patte opérée dans la reprise de son pouvoir régénérateur, on voit que celui-ci est très variable, allant depuis un minimum de 15 à 20 jours jusqu'à un maximum de 80.

De même, le pourcentage des animaux qui, du côté privé d'innervation, manifestent une perte définitive du pouvoir régénérateur, est très variable d'une série à l'autre.

Pour comprendre ces différences, il faut tenir compte de trois éléments : la saison, le niveau d'amputation de la patte et le niveau de résection du plexus nerveux.

a) *Influence de la saison.* Il est bien connu que la vitesse de régénération et, par suite, le temps nécessaire à l'apparition du bourgeon

de régénération, varient avec la saison. C'est au mois de juillet-août, que cette vitesse est la plus grande, en janvier, qu'elle est la plus réduite. L'examen du temps que mettent les pattes témoins à présenter un début visible de régénération, suivant les mois de l'année, mettra en évidence, dans toute sa simplicité, cette relation.

Amputation en	Nombre d'animaux	Début de la régénération
Janvier	21	40 à 50 jours
Avril–juin	56	30 jours
Juillet–août . . .	154	15 à 20 jours

Si maintenant l'on examine, dans des séries comparables — par exemple, amputations suivant A B et résection du plexus suivant *a b* et *a' b'*, — les résultats obtenus du côté opéré, en fonction de la saison, on voit qu'en valeur absolue la reprise du pouvoir régénérateur se fait plus tôt en été qu'en hiver, mais l'écart entre les dates où la régénération débute du côté témoin et du côté privé d'innervation varie aussi, bien que faiblement, dans le même sens.

Ainsi en janvier (série A I), les pattes privées d'innervation ne commencent à régénérer qu'au bout de 110 jours, les pattes témoins ayant présenté les débuts des phénomènes régénératifs au bout de 40 à 50 jours. Par contre, en août, le côté opéré régénère déjà au bout de 60 à 65 jours; mais il faut tenir compte du fait que le côté témoin a commencé à régénérer déjà au bout de 15 à 20 jours. L'écart entre le début du processus dans la patte témoin et dans la patte opérée, se montre être de 70 jours en janvier, de 50 à 60 jours en août.

Il y a donc une légère diminution de la durée d'inhibition de la régénération du côté privé d'innervation pendant l'été, mais, à toutes les époques de l'année, le phénomène essentiel, celui d'une action inhibitrice par suppression d'innervation, se montre constant.

b) Influence du niveau d'amputation. J'ai indiqué que les amputations ont été faites, suivant les séries, à 4 niveaux différents qui, en allant du plus distal au plus proximal, ont été désignés par les lettres A B (au-dessus du carpe), C D (au-dessous du coude), E F (au-dessus du coude) et G H (au ras de l'épaule). (Voir fig. 4, p. 41).

Or, il se trouve que si l'on compare les résultats de ces différentes catégories d'amputations, pour une même saison et un

même niveau de résection du plexus, on constate que la durée d'inhibition de la régénération du côté sans nerfs est d'autant plus grande que le niveau d'amputation est plus distal, c'est-à-dire plus éloigné du point où les nerfs ont été interrompus.

Saison	Nombre d'individus	Valeur du retard	Nombre d'absences définitives de régénération
1° *Amputations suivant* A B:			
Janvier	21	70 jours	7 individus
Avril	8	55 »	3 »
»	10	60 »	7 »
»	12	60 »	12 »
Juin	13	45 »	5 »
Août	6	50 à 60 jours	0 »
»	11	45 à 50 »	6 »
2° *Amputations suivant* C D:			
Août	12	35 à 40 »	9 »
3° *Amputations suivant* E F:			
Août	27	20 à 30 »	3 »
4° *Amputations suivant* G H:			
Août	30	15 à 25 »	2 »

Si, pour éviter toute action perturbatrice de la saison, on ne compare que des séries pratiquées en août, on voit nettement que le retard décroît, à mesure que les amputations se rapprochent de l'épaule.

Niveau	A B	retard de 45 à 60 jours
»	C D	» » 35 à 40 »
»	E F	» » 20 à 30 »
»	G H	» » 15 à 25 »

c) *Influence du niveau de résection du plexus.* Ainsi que je l'ai indiqué, le plexus a été réséqué suivant deux longueurs: l'une comprise entre le niveau *a' b'* et *a b*, l'autre qui enlève plus complètement le plexus, du côté proximal, entre *a' b'* et *c d*.

Or, il se trouve que, pour un même niveau d'amputation, le retard à la régénération est d'autant plus grand que le plexus a été coupé plus loin de la surface qui doit régénérer.

Examinons d'abord les résultats des amputations faites suivant le niveau constant A B, accompagnées d'une résection du plexus suivant *a b* ou *c d*.

1° *Résection du plexus suivant* a b:

Saison	Nombre d'individus	Retard	Absences de régénération
Janvier	21	70 jours	7 individus
Avril	8	55 »	3 »
»	10	60 »	7 »
»	12	—	12 »
Juin	13	45 »	5 »
Août	6	50 à 60 »	0 »
»	11	45 à 50 »	6 »

2° *Résection du plexus suivant* c d.

Saison	Nombre d'individus	Retard	Absences de régénération
Mai	9	75 »	8 »
Juin	4	—	4 »
Juillet.	15	80 »	13 »
Août	12	70 à 80 »	10 »
»	13	80 »	8 »
»	15	70 à 75 »	13 »

On voit qu'à une même saison, en août, par exemple, pour une même surface d'amputation A B, la régénération réapparaît au bout de 45 à 60 jours si le plexus a été coupé distalement suivant *a b*, au bout de 70 à 80 jours si le plexus a été sectionné plus proximalement, suivant *c d*.

De même, à l'époque moyenne avril–juin, le retard est de 45 à 60 jours après la section *a b* et de 75 jours après la section suivant *c d*.

Cette relation se vérifie si l'on examine les opérations où les amputations ont été faites plus proximalement, suivant les niveaux E F ou G H.

Saison	Nombre d'individus	Retard	Absences de régénération
1° *Résection du plexus suivant* a b.			
Août (E F) . .	27	20 à 30 jours	3 individus
» (G H) . .	30	15 à 20 »	2 »
2° *Résection du plexus suivant* c d.			
Août	13	30 à 40 »	5 »
Juillet.	15	30 à 40 »	10 »

En une même saison, pour une amputatiou proximale, le retard est de 15 à 30 jours si les nerfs ont été réséqués à partir du niveau *a b*, de 30 à 40 jours s'ils ont été sectionnés à partir du niveau plus éloigné *c d*.

On voit, en groupant les résultats obtenus suivant le niveau d'amputation pour une même section nerveuse, et suivant le niveau de section nerveuse pour un même plan d'amputation, que le temps que la patte opérée met à récupérer son pouvoir régénérateur est d'autant plus grand que l'amputation a été faite plus distalement et la section nerveuse plus proximalement. Autrement dit, la valeur de ce retard augmente avec la distance entre le niveau de régénération de la patte et celui à partir duquel l'innervation a été interrompue.

L'hypothèse la plus simple pour expliquer cette relation consiste à supposer que le pouvoir régénérateur n'est récupéré qu'après que les nerfs sectionnés ont réussi, par la régénération propre de leurs axones, à atteindre la surface qui doit régénérer.

Or, il est évident que ce rétablissement de l'innervation se fera d'autant plus vite que la distance entre les bouts coupés du plexus et la surface d'amputation sera plus petite. La vitesse de régénération des axones devant elle-même varier avec la saison, le retour à l'état de l'innervation devra se faire un peu plus vite — toutes choses égales d'ailleurs — en été qu'en hiver.

C'est l'hypothèse que j'adopterai provisoirement, me réservant de la discuter plus à fond lorsque je parlerai des vérifications anatomiques effectuées sur les animaux ayant, ou non, récupéré leur pouvoir régénérateur. C'est à ce moment également que j'indiquerai comment on peut interpréter les pourcentages, si variables, des animaux chez lesquels la régénération a été définitivement inhibée du côté privé d'innervation.

CHAPITRE II.

Le traumatisme opératoire peut-il inhiber la régénération ?

Le résultat observé dans les expériences précédentes (inhibition au moins temporaire de la régénération après résection du plexus) est si constant, et si nettement en relation avec les niveaux où les nerfs ont été sectionnés, qu'il ne peut guère y avoir de doute que c'est bien l'interruption de l'innervation qui a supprimé la mise en train de la régénération. Cependant, comme, à la suite d'expériences similaires, Goldfarb a été conduit à mettre les résultats de ce genre sur le compte du traumatisme opératoire, et comme cette interprétation de Goldfarb n'a jamais été soumise à une vérification expérimentale ni même à une critique systématique, il m'a paru nécessaire, au moyen d'expériences de contrôle, de rechercher si le traumatisme opératoire peut, à lui seul, influer d'une façon sensible sur la régénération.

Les arguments invoqués en faveur d'une action inhibitrice du traumatisme sont de deux ordres.

§ 1. *Hypothèses de* Goldfarb *et de* Hines.

1° L'intervention chirurgicale trouble l'organisme du Triton à un tel point que les phénomènes régénératifs ne peuvent avoir lieu ou ne commencent que lorsque l'organisme est complètement rétabli de la perturbation déterminée dans l'économie générale. (Hypothèse définitive de Goldfarb).

2° Les troubles vasculaires directs, dûs à des sections inévitables de vaisseaux sanguins pendant l'opération, empêchent le membre ainsi atteint de régénérer (Hypothèse de travail de Hines).

I. Goldfarb a observé sur *Diemyctilus viridescens*, après section des nerfs, des cas de non régénération. Pour lui, ils ne sont pas dus à une suppression de l'innervation, mais constituent des manifestations secondaires de troubles généraux de l'organisme, consécutifs à l'intervention opératoire. Goldfarb pour étayer sa thèse qui, il faut bien le dire, ne découle pas directement des faits expérimentaux qu'il a observés, fait appel aux travaux de Morgan et Dawis sur la régénération de la queue du têtard, ainsi qu'à ceux

de Tornier sur la patte du Triton. Ces auteurs ont pu, comme on le sait, empêcher la régénération de la queue ou des membres en pratiquant des amputations compliquées (Tornier), ou en supprimant d'autres parties que du tissu nerveux (corde dorsale de la queue des têtards, Morgan et Dawis).

Dans son deuxième travail, Goldfarb (1911) conclut qu'un animal qui régénère rapidement et complètement peut en être empêché par les procédés suivants:

a) par amputation à un niveau spécial (en dessous du genou pour le Triton américain);

b) par une opération qui occasionne un conflit des tissus (corde dorsale de la queue du têtard, moelle épinière de la queue du Triton, etc.);

c) par établissement d'un traumatisme suffisamment grave pour amoindrir la vitalité de l'organisme. La blessure peut atteindre la région amputée ou toute autre région du corps. Dans ce cas, la régénération peut être complètement ou partiellement inhibée ou, au contraire, se faire normalement.

Il en résulte « qu'un organe ne peut être amené à régénérer par le seul stimulus nerveux et qu'il ne peut en être empêché si ce stimulus fait défaut; d'autre part il n'existe pas de rapport immédiat entre la régénération insuffisante et l'innervation inadéquate ». Et enfin « ce qui met un organe en état de faire proliférer ses cellules et force ces dernières à se différencier en organes et complexes d'organes est indépendant d'un stimulus venant du système nerveux central ou transmis par ce dernier ».

Si j'ai fait cette citation un peu longue, c'était pour montrer combien peu précise est la théorie de Goldfarb, malgré certains points fondamentaux, certainement exacts, à propos de l'innervation inadéquate et de la régénération insuffisante que je relèverai encore dans la suite. Des trois catégories de faits avancés par Goldfarb, on peut éliminer d'emblée les points *a* et *b*.

a) Il est malheureux pour le travail de Goldfarb que le Triton américain ne présente pas de régénération si on l'ampute au-dessous du genou. Cette complication, fâcheuse en effet, n'existe pas chez les Tritons d'Europe et les milliers d'individus que j'ai observés en plus de 4 ans ont toujours, et sans aucune exception, régénéré leurs membres antérieurs ou postérieurs, quel que soit le niveau

d'amputation choisi, si je ne les en empêchais pas par un artifice expérimental défini.

b) Les traumatismes infligés directement aux membres que l'on désire faire régénérer, et qui sont pratiqués aux niveaux mêmes d'amputation des membres (« conflit de tissus »), comme cela avait été fait par Tornier et d'autres, ne peuvent être pris en considération ici, parce qu'ils ont trait à un tout autre ordre de phénomènes.

Je ne retiendrai pour la discussion ultérieure que le point *c* où Goldfarb prétend qu'une blessure infligée à une région quelconque du corps peut être une cause suffisante pour inhiber partiellement ou complètement la régénération d'un membre.

II. Il nous reste à examiner une deuxième question soulevée et, du reste, pratiquement résolue par Hines qui voulait rechercher si ce n'était pas aux vaisseaux sanguins, involontairement blessés pendant l'opération, que devaient être attribués les effets observés après section des nerfs. En fait, l'hypothèse de Hines se confond avec celle de Goldfarb, la section des vaisseaux rentrant dans la catégorie des traumatismes opératoires. Les conclusions qui seront à tirer de la discussion qui suit s'appliqueront ainsi directement à l'hypothèse de Hines.

§ 2. *Critique de ces hypothèses.*

Le problème, tel que Goldfarb l'a posé, se présente sous une forme beaucoup trop complexe. Dans un travail qui doit établir l'action du système nerveux sur les processus régénératifs, il n'importe pas de connaître les différentes façons par lesquelles on peut empêcher ces processus de se produire. Ce qui est important, c'est d'établir si les phénomènes, observés consécutivement à la suppression de telle ou telle partie du système nerveux, sont imputables à cette intervention ou si, au contraire, il faut les attribuer aux traumatismes opératoires inévitables.

Pour répondre par l'affirmative à l'hypothèse d'une action du traumatisme sur la régénération, il faudrait que les résultats observés après les opérations en question satisfassent à deux conditions:

1° L'action du traumatisme doit se manifester sur l'ensemble de l'organisme.

2° Le traumatisme étant toujours le même [1], les effets observés doivent être du même ordre d'intensité, c'est-à-dire uniformes.

1° En ce qui concerne la première condition, on ne saurait, en effet, concevoir une action du traumatisme que dans le cas où celui-ci se manifesterait par des troubles généraux de tout l'organisme. Il serait vraiment par trop simpliste d'admettre que le fait d'avoir pratiqué une incision dans la région sous-scapulaire gauche ne manifeste son action, s'il y en a une, que sur le bras gauche et non en même temps sur le côté témoin. Si ces troubles devaient inhiber ou fortement retarder les phénomènes régénératifs, les effets devraient certainement retentir sur la régénération des deux membres amputés.

Les troubles post-opératoires sont un fait que j'ai observé maintes fois à la suite d'opérations dont il sera question dans un autre travail. Dans ces cas (ablations de l'encéphale ou de la moelle épinière sur de larges étendues), la diminution de vitalité de l'organisme est telle que toutes les fonctions se trouvent ralenties. Mais, même dans ces cas, les troubles post-opératoires se manifestent seulement sous forme d'un simple ralentissement général des phénomènes régénératifs et, dans aucun cas, le traumatisme à lui seul n'est suffisant pour inhiber complètement la régénération.

Un semblable ralentissement général des phénomènes régénératifs, d'ailleurs toujours très faible, ne saurait être incriminé comme cause d'erreur à l'occasion de mes recherches, en raison du fait que j'ai toujours eu, pour chaque individu, une expérience témoin constituée par la régénération de la patte droite dont l'innervation avait été laissée intacte. Ceci m'a toujours permis d'observer les *différences* de régénération entre les deux côtés et d'établir, dans chaque cas pris isolément, la part des troubles généraux post-opératoires et la part directement attribuable à l'action du système nerveux. La question se ramène à un facteur de même ordre que le facteur « saison » dont il avait été possible, dans le précédent chapitre, de discriminer l'action perturbante.

Les opérations des séries A I à A III sont cependant des interventions si banales, la guérison des blessures est si rapide, que, dans

[1] A condition toutefois que l'expérimentateur soit réellement maître de l'opération qu'il veut effectuer.

tous les cas, les troubles traumatiques sont absolument insignifiants et indécelables quant à leur action sur la régénération.

Des séries d'animaux utilisés pour d'autres buts, chez lesquels les amputations furent pratiquées sans autre intervention, ont toujours, pour les mêmes saisons de l'année, montré une vitesse de régénération parfaitement identique à celle des côtés témoins des individus auxquels les nerfs avaient été réséqués.

Pour les séries A IV à A VI, la question se présente déjà différemment et l'intervention chirurgicale offre un caractère de gravité qui ne permet pas d'éliminer, *a priori*, l'hypothèse d'une action possible du traumatisme opératoire. Le comportement aberrant des individus de ces séries semble confirmer à première vue cette manière de voir.

Une série d'opérations ayant pour seul but d'étudier l'influence du traumatisme sur la régénération des pattes a été entreprise.

§ 3. *Série T. Vérification expérimentale de l'action des traumatismes opératoires.*

17 *Triton cristatus*. Opération témoin et amputations bilatérales des pattes antérieures, dans le zeugopode, suivant A B, en juillet et août 1922.

La méthode opératoire utilisée ici est identique à celle pratiquée dans les séries A IV à A VI (méthode B). Seulement l'ouverture est plus large, toute la région des vertèbres cervico-dorsales, correspondant aux nerfs rachidiens I à VI, étant mise à nu. Le plexus brachial gauche est préparé dans toute son étendue, ainsi que les trois ganglions spinaux et le cordon gauche du grand sympathique; j'ai cependant eu soin de ne léser aucune de ces parties.

La lésion opératoire infligée ici est donc incomparablement plus étendue que celle nécessitée par la simple résection du plexus brachial. Cependant, malgré cette très grave intervention, comportant la section de trois côtes, d'apophyses traverses et de nombreux muscles, l'apparition du bourgeon de régénération se trouve être retardée de 5 jours à peine pour 4 individus, dont la guérison avait été un peu plus longue, et ceci pour les deux pattes identiquement, tandis que la majorité des individus (13) présentent déjà, 20 jours après l'amputation, des bourgeons de régénération très nets des deux côtés.

La fig. 29 montre l'état de régénération des deux pattes antérieures de 8 de ces individus, 105 jours après l'amputation, et l'on peut constater la parfaite similitude dans la vitesse de régénération des deux pattes de chaque animal.

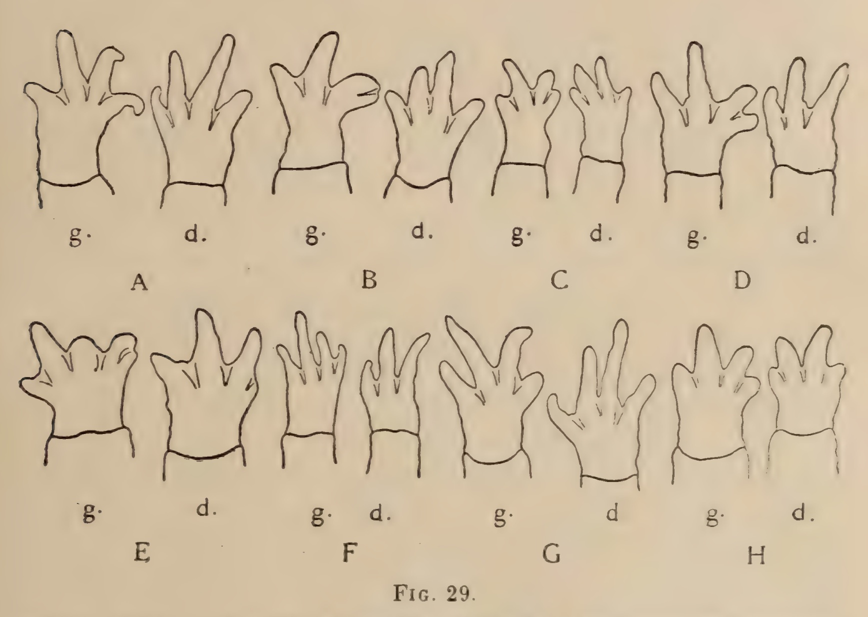


Fig. 29.

Dessins des deux pattes de 8 individus de la série T, 105 jours après l'opération de contrôle et l'amputation.

Il ressort de cette série d'expériences et de ce qui vient d'être dit plus haut, que l'intervention chirurgicale, même grave, n'a pratiquement aucune action sur la vitesse de régénération.

2° Goldfarb qui s'est efforcé de déterminer, par voie expérimentale, l'action des différents traumatismes sur la régénération, et cela avec un succès très douteux, n'a même pas songé à la deuxième condition, énoncée plus haut, à mon avis la plus importante, d'après laquelle un même traumatisme, s'il était efficace, devrait exercer une action définie, mesurable et pratiquement uniforme.

Or, ce n'est pas ce que l'on constate dans les expériences que j'ai rapportées. Pour les séries A I à A III, le traumatisme très banal est toujours le même et cependant nous remarquons des variations

dans l'époque du début de régénération du côté opéré, allant de 35 à 110 jours.

Le traumatisme plus grave, réalisé dans les séries A IV à A VI, n'est pas corrélatif d'une action uniforme sur le processus régénératif des deux pattes, la patte témoin commençant toujours à régénérer dans le temps requis, tandis que la patte opérée présente des retards, dans le début de régénération, qui varient de 45 à 105 jours.

L'incompatibilité des résultats observés avec les exigences de la théorie, ainsi que la constatation directe de l'action négligeable des traumatismes effectués dans mes opérations, m'autorisent à écarter d'une façon définitive l'hypothèse de GOLDFARB.

§ 4. *Influence des traumatismes vasculaires.*

HINES a fait des expériences pour rechercher si la section de l'artère fémorale avait une influence sur la régénération de la patte postérieure. Toujours, la régénération de la patte opérée s'est faite normalement et avec la même vitesse que chez les animaux témoins. HINES conclut lui-même que la section de l'artère fémorale n'est pas de nature à résoudre le problème de l'influence de la vascularisation sur les membres en régénération, la circulation pouvant être assurée par des vaisseaux collatéraux.

J'ai également recherché si les lésions d'artères importantes pouvaient inhiber ou retarder la régénération et, dans ce but, j'ai non seulement sectionné, mais encore réséqué, sur une longueur de 3 à 5^{mm}, l'artère sous-clavière qui fournit presque toute la vascularisation du membre antérieur. C'était dans les séries A II a_4, A II b_3 et A III b_1 que cette intervention fut pratiquée en plus de l'opération nerveuse ordinaire.

Après cette intervention, deux cas se sont présentés: ou bien, le membre privé à la fois de son innervation et de sa vascularisation était envahi par des moisissures et subissait une transformation nécrotique que seule une amputation proximale permettait d'éviter; ou bien, le membre supportait parfaitement cette très grave intervention et ne montrait rien de particulier. Quant à l'influence de ces résections d'artères sur la régénération, elle s'est révélée dans les deux cas inexistante ou tout à fait insignifiante. Je dois en conclure, comme HINES, que la vascularisation collatérale suffit

pour amener à la surface d'amputation les matériaux indispensables à l'édification de la partie amputée.

En soi, la question présente peu d'intérêt; il est évident qu'un membre complètement privé de toute vascularisation ne peut continuer à vivre et, partant, ne peut régénérer. Le problème change d'aspect si l'on envisage l'hypothèse de troubles vasculaires consécutifs à la suppression de l'innervation. Mais cette question ne pourra être discutée avec fruit que lorsqu'on aura établi quel est le mécanisme de l'action des nerfs sur la régénération.

En tous cas, l'inhibition de la régénération des pattes après résection du plexus, ne peut être mise sur le compte ni d'une modification générale consécutive au traumatisme, ni d'une lésion locale des muscles ou des vaisseaux de la région. Cette conclusion n'est naturellement valable que pour les cas d'opérations — et c'est celui dans lequel je me suis toujours tenu, — faites proprement, sinon toujours aseptiquement, et aboutissant à une bonne cicatrisation.

CHAPITRE III.

Suppression de l'innervation et amputation retardée des pattes.

J'ai montré, dans les conclusions du premier chapitre, comment le temps plus ou moins long, au bout duquel la patte privée d'innervation pouvait récupérer son pouvoir régénérateur, dépendait de la distance entre le niveau d'amputation et celui de la section des nerfs. J'ai été conduit à formuler l'hypothèse que la reprise de la régénération était alors conditionnée par la régénération propre des nerfs, celle-ci nécessitant un temps d'autant plus long que la distance à parcourir était plus grande.

On peut penser que, si l'on ne pratique l'amputation qu'un certain temps après la section nerveuse, les nerfs ont dû, entre temps, commencer à régénérer, de telle sorte que la récupération du pouvoir régénérateur doit être d'autant plus rapide que l'amputation est pratiquée plus longtemps après la résection du plexus.

C'est à la vérification de cette hypothèse qu'ont été consacrées les expériences que je vais exposer. Celles-ci ont consisté à amputer les pattes à des intervalles variés après l'opération effectuée sur les nerfs. C'est là une méthode nouvelle qui, je crois, n'a encore été

utilisée par personne. Elle a l'avantage de laisser à l'action hypothétique du traumatisme le temps de disparaître et permet de saisir, avec plus de précision encore, la relation entre la présence des nerfs et la régénération des pattes.

La méthode opératoire fut la même que celle déjà décrite pour les séries A[1] (méthodes A ou B); le niveau proximal de section des nerfs était soit *a b*, soit *c d* et, dans les deux cas, les trois nerfs du plexus brachial étaient toujours réséqués plus distalement encore en *a*' *b*'. L'amputation bilatérale a porté soit sur la région distale du zeugopode (niveau A B), soit sur la région médiane ou proximale du stylopode (niveau G H). Mais, tandis que dans les expériences relatées jusqu'ici l'amputation des pattes avait été simultanée avec la section ou la résection des nerfs, dans les séries qui vont suivre l'amputation bilatérale n'est pratiquée qu'à des intervalles variant entre 10 et 100 jours après l'opération nerveuse.

Le groupement des nombreuses séries opératoires qui suivent est fait de façon à ce que, pour des niveaux constants d'amputation des pattes et de résection des nerfs, les dates d'amputation soient variables. A ce point de vue, je distingue quatre grandes séries:

a) Série B I. Résection du plexus brachial suivant *ab-a'b'*, amputations suivant AB retardées de N jours
b) » B II. Résection du plexus brachial suivant *ab-a'b'* amputations suivant GH retardées de N jours
c) » B III. Résection du plexus brachial suivant *cd-a'b'* amputations suivant AB retardées de N jours
d) » B IV. Résection du plexus brachial suivant *cd-a'b'* amputations suivant GH retardées de N jours

§ 1. *Série B I. Résection du plexus brachial suivant* ab-a'b', *amputations suivant AB un nombre variable de jours après la suppression de l'innervation.*

La fig. 13 (p. 53) représente les niveaux d'amputations et de sections du plexus pour toutes les séries B I. Les amputations, par contre, se font 20 jours (série B I *a*), 30 (série B I *b*), 40 (série B I *c*), 60 (série B I *d*) et enfin 100 (série B I *e*) jours après la résection du plexus.

[1] Seules les pattes antérieures sont prises en considération dans les séries qui suivent.

1° *Série B I* a.

Résection des nerfs suivant *ab-a'b'*, amputations dans le zeugopode (AB) (fig. 13) 20 jours après la suppression de l'innervation.

a) *Série B I* a_1. — 14 *T. alpestris.* Ablation du plexus le 17 mai, amputations bilatérales le 6 juin 1921 (à ce moment la plaie de la région sous-scapulaire est déjà complètement guérie et la cicatrice pigmentée).

Du côté témoin, la régénération est générale 25 jours après l'amputation et, 10 jours plus tard, quelques jeunes individus montrent déjà de larges palettes, avec un très faible début de différenciation des doigts.

Du côté privé d'innervation, on constate, au bout de 35 jours, un « début de régénération douteux » pour deux jeunes individus; 45 jours après l'amputation, sept individus présentent à gauche des bourgeons de régénération indiscutables comme cela se voit sur six individus de la rangée supérieure de la fig. 30, tandis que les régénérats de toutes les pattes témoins présentent déjà des doigts en voie de différenciation.

A cette époque, les sept autres individus, tel l'individu E, ont,

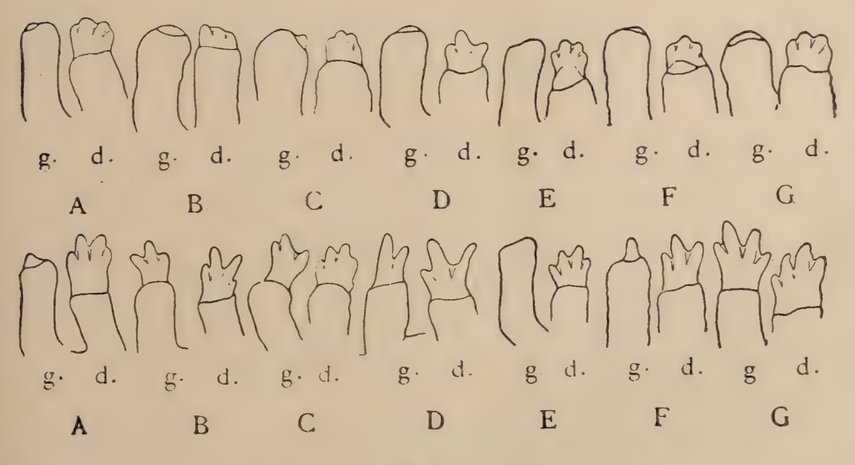


Fig. 30.

Dessins des deux pattes de 7 *T. alpestris* de la série B I a_1. 1re rangée: 45 jours après l'amputation, 65 jours après la résection du plexus; 2me rangée: mêmes individus 75 jours après l'amputation, 95 jours après la résection du plexus.

à gauche, une surface d'amputation parfaitement plane, cicatrisée et pigmentée; ces animaux ne régénérèrent pas dans la suite.

La régénération des sept premiers individus se poursuit inégalement, comme le montrent les dessins faits 75 jours après l'amputation (rangée inférieure de la fig. 30). La numérotation permet de suivre aisément chaque individu. Dans un premier cas, individus D, B, C et G, la régénération de la patte primitivement privée de son innervation se poursuit normalement et, semble-t-il, avec une vitesse plus grande, de sorte que la différence de grandeur des deux régénérats est à peine sensible. Dans un deuxième cas, non représenté sur le dessin et le cas A, la différence de grandeur des régénérats reste constante. Dans un troisième cas, tel le Triton F, enfin, le régénérat est comme entravé dans son développement par le tissu cicatriciel de la base qui entoure le pédoncule de régénération et qui tend à l'étrangler en quelque sorte. Dans ce cas, le bourgeon de régénération ne peut plus se développer; il s'allonge seulement et donne finalement un régénérat à un doigt sans morphologie bien définie. Dans un travail ultérieur, des formations de ce genre seront discutées et étudiées plus à fond.

Quatre mois et demi après l'amputation, aucun changement sensible ne peut être constaté dans le comportement des individus de cette série, si ce n'est le développement définitif des régénérats considérés.

b) *Série B I* a_2. — 6 *Triton cristatus*. Résection des nerfs le 19 mai, amputations bilatérales le 8 juin 1921.

La régénération du côté des pattes témoins est générale 25 jours après l'amputation; 15 jours plus tard (40 jours après l'amputation), les pattes témoins montrent des palettes où des sillons indiquent la différenciation des doigts (fig. 31). A ce moment seulement, on commence à observer, chez tous les individus, un bourgeon de régénération du côté opéré.

Un mois après, la différence dans la grandeur et le développement des régénérats des deux côtés se maintient très nettement comme cela ressort de la deuxième rangée de la fig. 31.

c) *Série B I* a_3. — 9 *Triton cristatus*. Résection des nerfs le 10 août, amputations bilatérales le 30 août 1921.

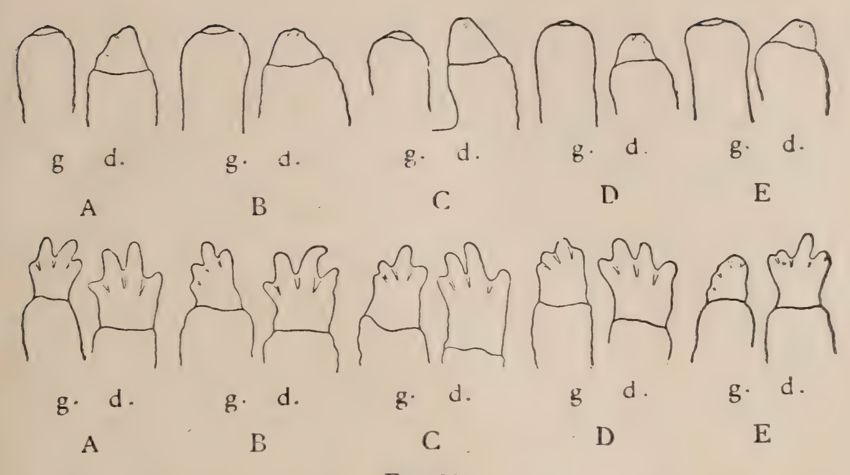


FIG. 31.

Dessins des deux pattes de 5 *T. cristatus* de la série B I a_2. 1re rangée horizontale: 40 jours après l'amputation, 60 jours après la résection du plexus; 2me rangée: mêmes individus 70 jours après l'amputation, 90 jours après la résection du plexus.

La régénération des pattes témoins débute (été) 20 jours après l'amputation. Le développement ultérieur du bourgeon, du cône et enfin de la « palette » de régénération se poursuit cependant, avec une lenteur déjà plus grande que lors des amputations pratiquées au début d'août. 50 jours après l'amputation, à peu près toutes les pattes témoins présentent des doigts indiqués ou même nettement individualisés.

C'est à ce moment que la régénération devient visible du côté gauche opéré, chez six individus. 10 jours plus tard, deux autres individus se mettent à régénérer de ce côté, le dernier individu n'ayant présenté aucune régénération pendant plusieurs mois.

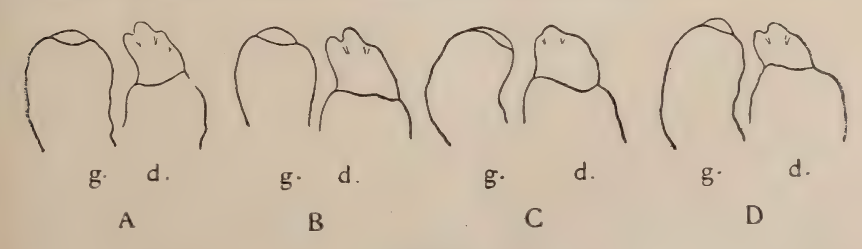


FIG. 32.

Dessins des deux pattes de 4 *T. cristatus* de la série B I a_3, 50 jours après l'amputation, 70 jours après la résection du plexus.

La fig. 32 montre l'état des régénérats de quatre parmi les neuf individus de cette série. Les dessins ayant été faits 50 jours après l'amputation, c'est-à-dire 10 jours plus tard que pour la sous-série précédente, les pattes témoins présentent, pour un stade d'évolution identique des régénérats gauches, des « palettes » plus grandes et à différenciation plus avancée que précédemment. La régénération un peu plus tardive du côté gauche, opéré, est sans doute en rapport avec la régénération déjà plus lente à cette époque de l'année.

Résumé: Parmi les 29 individus des trois sous-séries B I a_1, B I a_2 et B I a_3, tous ont présenté, du côté droit témoin, un bourgeon de régénération au bout de 30 jours au maximum. Du côté gauche, où l'innervation avait été supprimée 20 jours avant l'amputation, 13 ont commencé à régénérer 40 à 45 jours après l'amputation. Cette durée s'est élevée à 50 jours pour six animaux et à 60 jours pour deux autres Tritons. Par contre, huit seulement n'ont présenté, dans la suite, aucune régénération du côté opéré. L'écart moyen entre le côté témoin et le côté opéré est de 15 à 25 jours.

2° *Série B I* b.

Résection des nerfs suivant *ab-a'b'*, amputations dans le zeugopode (AB) (fig. 13) 30 jours après la suppression de l'innervation.

10 *Triton cristatus* subissent la résection du plexus brachial le 24 avril et, un mois plus tard, le 24 mai 1921, l'amputation bilatérale dans la région distale du zeugopode.

Les pattes témoins montrent toutes un bourgeon de régénération bien visible, 25 à 30 jours après l'amputation. Du côté opéré, rien n'est encore perceptible, en ce moment, dans la généralité des cas; le Triton E, cependant, montre un bourgeon très net. 45 jours après l'amputation, les régénérats des pattes témoins sont soit au stade de « palette » avec des faibles sillons interdigitaux, soit déjà à un stade de différenciation plus avancée. A ce moment, on remarque, du côté opéré, de grands bourgeons chez sept autres individus. Les deux derniers individus ne révèlent alors aucune trace de régénération, mais, tandis que chez l'un d'eux, cas C, la surface d'amputation est lisse et brillante, présage d'une très prochaine reprise de la poussée régénératrice, l'autre individu, J, présente,

par contre, une surface d'amputation parfaitement plane, cicatrisée et pigmentée.

La fig. 33 montre l'état de ces pattes 10 jours plus tard — 55 jours après l'amputation. Le dernier individu n'est le siège d'aucune régénération jusqu'à la fin de l'expérience. On remarquera combien, une fois commencée, la régénération tardive chez les opérés peut

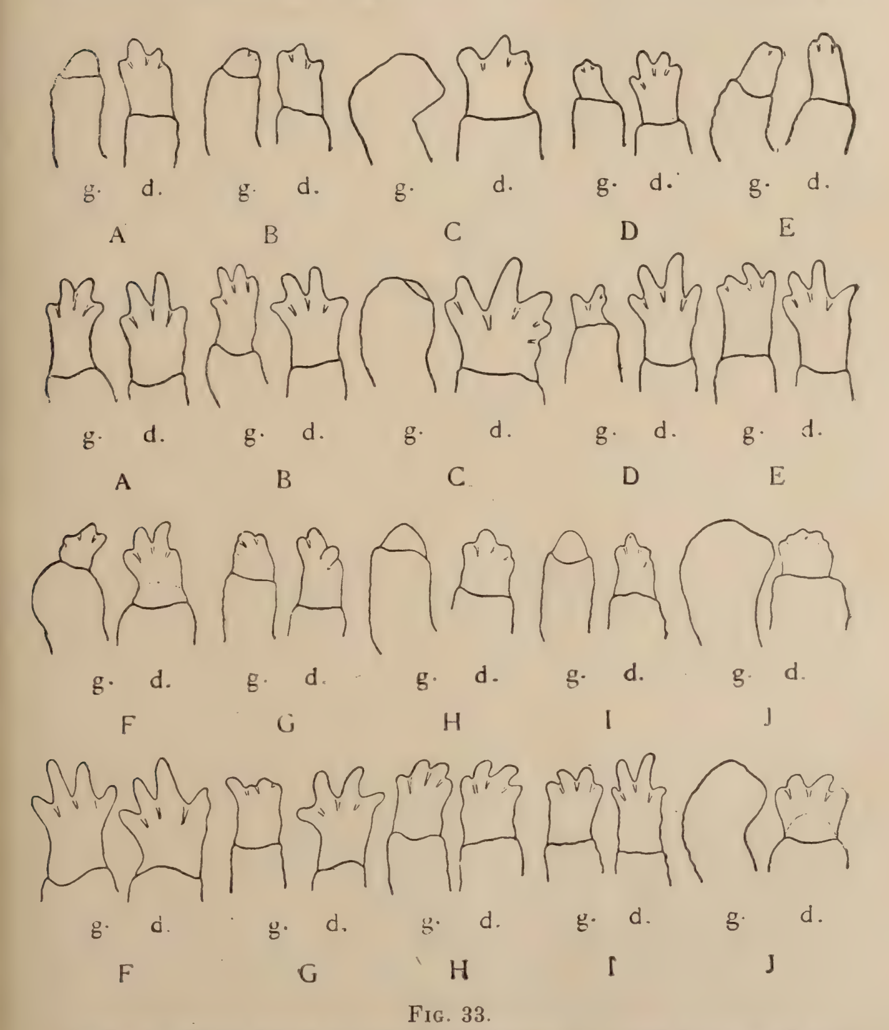


Fig. 33.

Dessins des deux pattes de tous les individus de la série B I *b*. 1re et IIIme rangées : 55 jours après l'amputation, 85 jours après la résection des nerfs du plexus ; IIme et IVme rangées : 85 jours après l'amputation, 115 jours après la résection du plexus.

devenir rapide, au point que les différences entre les deux côtés vont en s'atténuant rapidement.

Un mois après, un dernier dessin de cette série montre à nouveau pour chaque individu (fig. 33, 2me et 4me rangées) le degré d'évolution des pattes en régénération. Le Triton C possède à présent un bourgeon nettement visible. Les individus D, E et G présentent des évolutions anormales dues au rétrécissement des régénérats du côté des pattes opérées par suite de la cicatrice qui a eu le temps de s'établir.

En résumé, les individus de cette sous-série ont présenté des débuts de régénération déjà visibles 45 jours (dans un cas exceptionnel, 35 jours) après l'amputation et, ainsi, l'écart entre l'apparition du bourgeon de régénération du côté opéré et du côté témoin n'est plus que de 10 à 20 jours. Un seul individu, parmi 10, n'a été le siège d'aucune régénération pendant toute la durée de l'expérience (plusieurs mois).

3° *Série B I* c.

Résection des nerfs suivant *ab-a'b'*, amputations dans le zeugopode (AB) (fig. 13) 40 jours après la suppression de l'innervation.

J'ai distingué, pour cette série d'opérations, trois sous-séries différentes non seulement parce qu'il s'agit là d'animaux appartenant à trois espèces différentes, mais surtout parce que les dates des opérations diffèrent.

a) *Série B I* c_1. — 11 *T. cristatus.* Résection du plexus le 18 mai, amputations bilatérales le 27 juin 1922.

Toutes les pattes témoins (il s'agit d'une série composée presque exclusivement de jeunes individus), présentent, 20 jours après l'amputation, des bourgeons de régénération bien visibles qui, 10 jours plus tard, atteignent le stade palette chez quelques-uns seulement des 11 individus; d'autres ne montrent alors qu'un grand cône applati au sommet et où les sillons des doigts vont prochainement apparaître. C'est à ce moment, 30 jours après l'amputation, que la régénération devient visible du côté opéré, chez 6 individus et 10 jours plus tard chez les 5 autres. La suite des phénomènes ne présente plus rien de particulier.

b) *Série B I* c_2. — 13 *T. alpestris*. Résection des nerfs le 15 mai, amputations bilatérales le 24 juin 1921.

La fig. 34, dont les rangées 1 et 3 permettent de suivre l'état de régénération de 12 individus de cette série, montre que, 27 jours après l'amputation, les pattes antérieures droites se trouvent, soit au stade de bourgeon de régénération, un peu tardif dans quelques cas, soit au stade de cône, ou présentent, enfin, un début de différenciation des doigts. Du côté opéré, on remarque en ce moment un bourgeon de régénération dont l'apparition est absolument

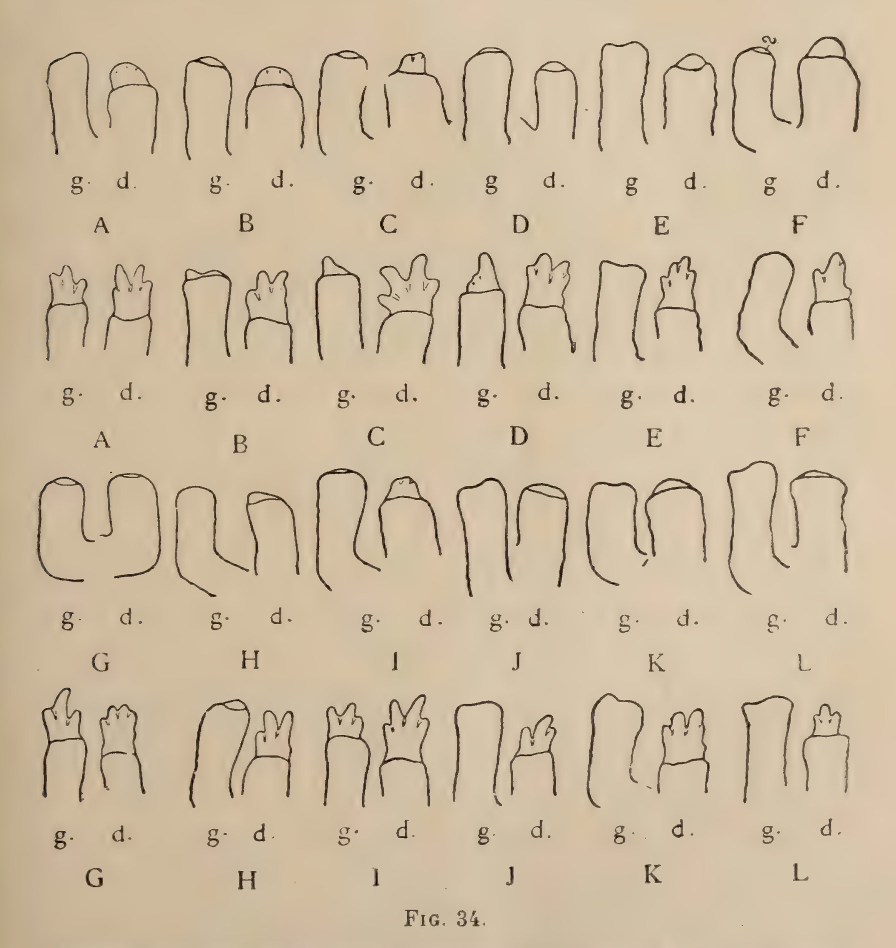


Fig. 34.

Dessins des deux pattes de 12 individus de la série B I c_2 (*T. alpestris*) 1re et IIIme rangées: 27 jours après l'amputation, 67 jours après la résection des nerfs du plexus; IIme et IVme rangées: 60 jours après l'amputation.

simultanée par rapport au côté témoin dans 3 cas, tandis que, dans les 3 autres, il est légèrement en retard dans son développement par rapport à celui du côté témoin. 33 jours plus tard, c'est-à-dire 60 jours après l'amputation, on constate que 6 individus continuent à ne pas régénérer du côté opéré; parmi les 7 autres, il y a, à gauche, 2 cas de régénération insuffisante. Le reste des régénérats évolue tout à fait normalement par rapport au côté témoin et quelquefois même avec une vitesse accélérée. Comme toujours, chez *T. alpestris*, la régénération présente, au point de vue de la morphologie des régénérats, des accidents fréquents, mais qui ne touchent pas à la question qui nous occupe ici, ces accidents se rencontrant également du côté normalement innervé.

c) *Série B I* c_3. — 11 *T. palmatus*. Résection du plexus brachial le 18 avril, amputations bilatérales le 28 mai 1921.

Par omission, aucune observation n'a pu être faite avant le 40me jour après l'amputation. A ce moment, toutes les pattes témoins présentent le stade de différenciation en ébauches digitales, dans un cas seulement on note un cône de régénération aplati.

Du côté des pattes opérées, 2 individus possèdent, en ce moment, des régénérats absolument identiques à ceux des côtés

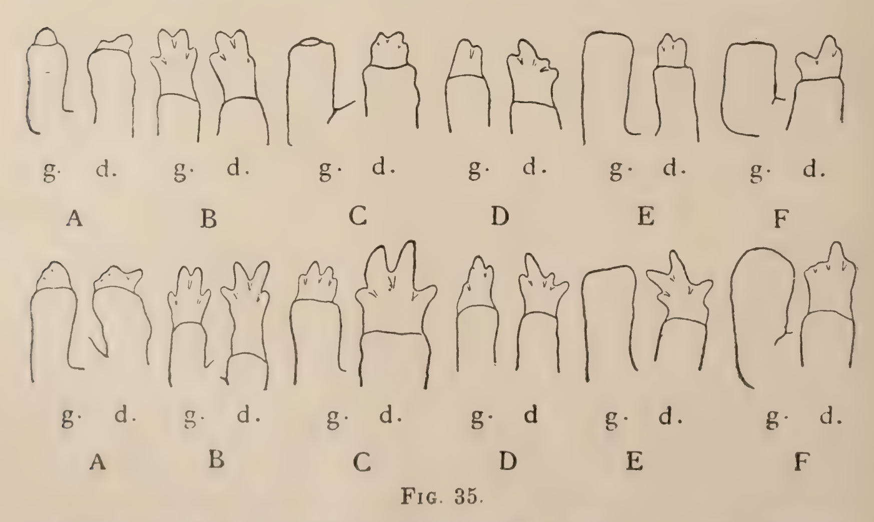


Fig. 35.

Dessins des deux pattes de 6 individus de la série B I c_3 (*T. palmatus*). Gross. lin. environ × 5,5. 1re rangée: 50 jours après l'amputation, 90 jours après la suppression de l'innervation: IIme rangée: mêmes individus 80 jours après l'amputation.

témoins correspondants; 2 individus montrent le même stade de régénération, mais un peu plus petit que du côté témoin; 2 autres individus, enfin, ne révèlent qu'un faible début de régénération du côté où l'innervation avait été supprimée, 80 jours auparavant. 5 individus n'ont présenté aucune trace de régénération pendant plusieurs mois. La fig. 35 montre, mieux que toute explication verbale, les différentes phases de la régénération, 50 jours et 80 jours après l'amputation.

En résumé, les 35 individus de la série B I *c*, chez lesquels l'amputation avait été pratiquée 40 jours après la résection des branches du plexus, peuvent être groupés de la façon suivante:

1° Dans 7 cas, l'apparition du bourgeon de régénération du côté opéré est absolument simultanée avec celle du côté témoin (individus amputés en mai et juin), les bourgeons étant identiques des deux côtés du même individu, 30 jours après l'amputation.

2° Dans le cas de 6 individus amputés en août (série B I c_1), le bourgeon de régénération apparaît du côté opéré également 30 jours après l'amputation, mais se trouve être retardé de 10 jours, par comparaison avec le côté témoin.

3° Dans 10 cas, l'apparition du bourgeon de régénération est en retard d'une vingtaine de jours par rapport au côté témoin.

4° 12 individus enfin n'ont été le siège d'aucune régénération pendant de nombreux mois.

4° *Série B I* d.

Résection des nerfs suivant *ab-a'b'*, amputations dans le zeugopode (AB) (fig. 13) 60 jours après la suppression de l'innervation.

Les animaux opérés de cette façon doivent être étudiés en trois sous-séries séparées, les amputations ayant été effectuées à des dates variables.

a) *Série B I* d_1. — 9 *T. cristatus*. Opération nerveuse le 22 mars, amputations bilatérales le 22 mai 1921.

Les individus de ce groupe étant d'âge très variable, de grandes différences s'observent dans la vitesse de régénération du côté témoin: la fig. 36, faite 55 jours après l'amputation, montre, pour 4 animaux, ces différents degrés d'évolution des régénérats du côté

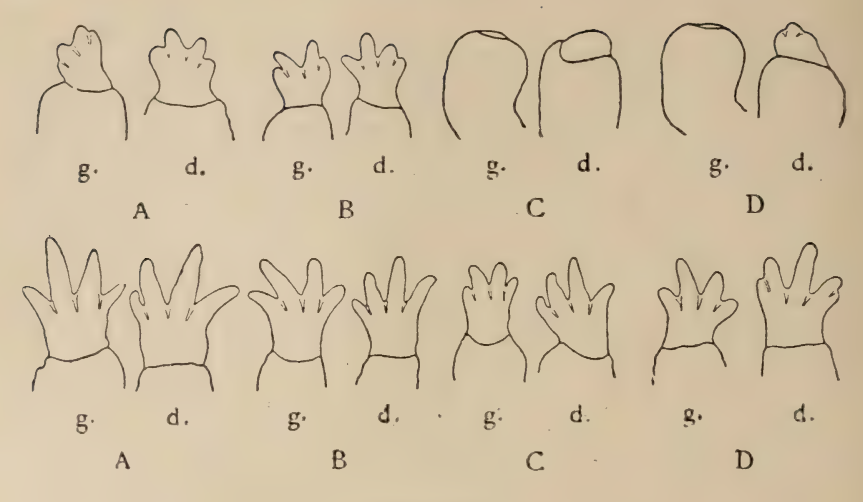


Fig. 36.

Dessins des deux pattes de 4 individus de la série B I d_1. 1re rangée: 55 jours après l'amputation, 115 jours après la résection du plexus; IIme rangée: mêmes individus, 85 jours après l'amputation.

témoin: tandis que les uns se trouvent encore au stade de bourgeon de régénération, d'autres ont déjà des doigts parfaitement différenciés. Du côté opéré, la régénération débute simultanément avec le côté témoin, 30 jours après l'amputation, dans 2 cas: A et B; 5 autres cas présentent un simple retard de 10 jours par rapport au côté témoin, tel le cas C; 1 individu n'a commencé à régénérer qu'au bout de 90 jours; enfin, un dernier animal ne régénéra pas du côté privé de nerfs.

Les dessins de la deuxième rangée, faits un mois plus tard montrent un état de choses tout à fait comparable et, dans quelques cas même, un état plus avancé de régénération du côté opéré que du côté témoin.

b) *Série B I* d_2. — 14 *T. alpestris.* Résection du plexus le 16 mai, amputations bilatérales le 15 juillet 1921.

La régénération est très rapide chez tous les individus de cette série: 15 à 20 jours après l'amputation, le bourgeon de régénération devient visible sur toutes les pattes témoins et aussi sur 12 pattes opérées, d'une façon absolument simultanée. Un des individus se met à régénérer 30 jours après l'amputation ; un enfin,

cas H, ne régénère pas du tout, pendant toute la durée de l'expérience.

Les dessins de la fig. 37 montrent des régénérats déjà très avancés, 40 jours après l'amputation, et l'état d'évolution extrêmement voisin des régénérats des deux côtés du même individu. Il est intéressant de noter que, dans la majorité des cas, la taille des

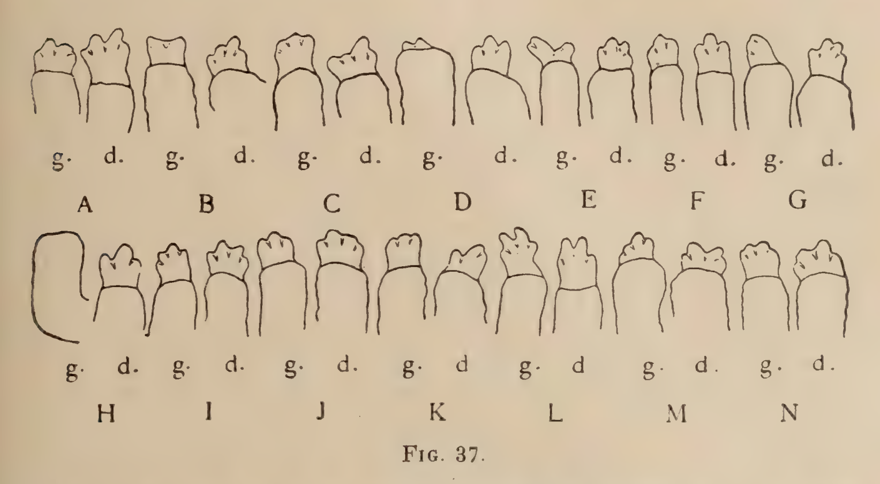


Fig. 37.

Dessins des deux pattes de tous les individus de la série B I d_2 *(T. alpestris)*. 1re et 2me rangées: dessins effectués 40 jours après l'amputation, 100 jours après la résection des nerfs.

régénérats du côté opéré varie dans le même sens que celle des régénérats du côté témoin. On remarquera également que les accidents de la régénération sont aussi fréquents d'un côté que de l'autre.

c) *Série B I* d_3. — 11 *T. palmatus.* Résection des nerfs du plexus le 25 avril, amputations bilatérales le 24 juin 1921.

15 jours après l'amputation, toutes les pattes témoins présentent des bourgeons de régénération bien visibles, et il en est de même, à gauche, pour 9 individus. 25 jours après l'amputation, le dixième individu se met à régénérer; 1 seulement s'est révélé absolument réfractaire à toute régénération du côté opéré.

La fig. 38 montre l'état d'évolution des régénérats des deux côtés de sept individus, 1 mois après l'amputation (3 mois après la résection du plexus). On constatera que, dans bien des cas, la régé-

nération est plus avancée du côté opéré, bien que ces différences semblent s'effacer et même changer de sens, comme le montrent les dessins effectués un mois plus tard (60 jours après l'amputation).

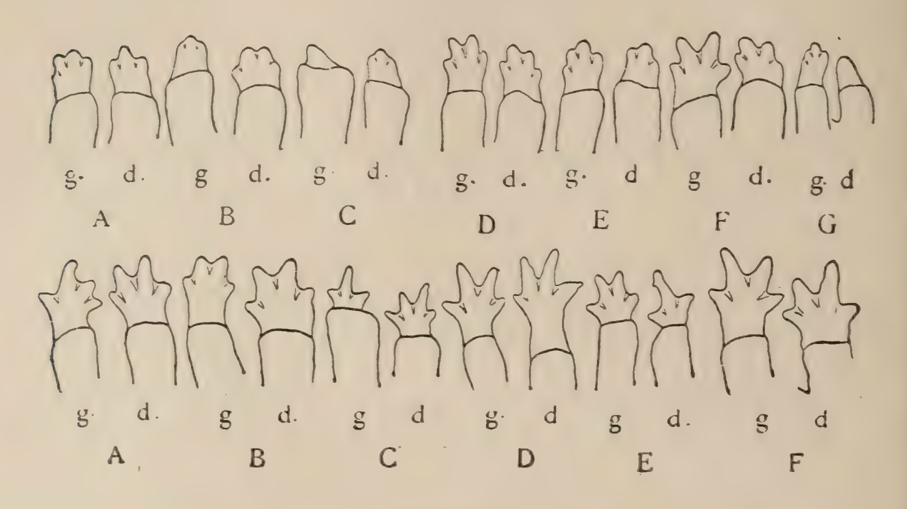


Fig. 38.

Dessins des deux pattes de 7 individus de la série B I d_3 *(T. palmatus)* (gross. lin. environ × 5,5). 1re rangée: 30 jours après l'amputation, 90 jours après la résection des nerfs; 2me rangée: dessins de 6 individus (le Triton G est mort après le premier dessin) 60 jours après l'amputation.

En résumé, les 34 individus de la Série B I *d*, chez lesquels l'amputation des pattes a été retardée de 60 jours par rapport à la suppression de l'innervation, ont montré, dans leur régénération, un comportement assez uniforme:

1º 24 individus régénérèrent simultanément des deux côtés dans le temps requis pour la saison de l'année.

2º 6 individus présentèrent du côté opéré un retard de 10 jours sur celui du côté témoin; 1 Triton régénéra encore plus tardivement.

3º 3 individus seulement sur 34 n'avaient pas régénéré au bout de plusieurs mois.

5° *Série B I* e.

Section simple des nerfs suivant *ab*, amputations dans le zeugopode (AB) (fig. 12) 100 jours après la suppression de l'innervation.

6 *T. cristatus*. Section des nerfs le 16 janvier, amputations le 24 avril 1921.

L'intérêt de cette série réside dans le fait que l'opération sur les nerfs a été pratiquée en plein hiver. La comparaison avec les résultats de la série A I montre combien, en cette saison, la reprise du pouvoir régénérateur est tardive.

30 jours après l'amputation, les pattes gauches et les pattes témoins se mettent à régénérer simultanément, dans 5 cas; le dernier individu présenta un léger retard de 15 jours par rapport au côté témoin.

Résumé pour les Séries B I a *à B I* e. Tous les 114 individus de la série B I ont subi la même intervention sur les nerfs (niveau *ab–a'b'*) et ont tous été amputés au même niveau distal (AB) du zeugopode. Par contre, les dates d'amputation ont varié dans les limites de 20 à 100 jours après la section nerveuse.

Cette série, uniforme quant aux données opératoires, variable quant au temps écoulé entre le moment de la section nerveuse et celui de l'amputation, présente en ce qui concerne le moment d'apparition du pouvoir régénérateur du côté opéré, comparativement au côté témoin, une sériation remarquable et qui se traduit par une diminution continue de l'écart existant entre les dates d'apparition du bourgeon de régénération des deux côtés d'un même individu:

1° Après l'amputation pratiquée 20 jours après l'ablation du plexus, cet écart moyen est de 25 jours.

2° Après l'amputation retardée de 30 jours, l'écart moyen est de 15 à 20 jours.

3° Après l'amputation retardée de 40 jours, l'écart moyen descend à 5 jours.

4° Il disparaît complètement si l'on ampute 60 jours (en été) ou 100 jours (en hiver) après la résection du plexus.

Si l'on porte en abscisses le nombre de jours qui s'écoulent entre la suppression de l'innervation et les amputations, en ordonnées

l'écart moyen dans l'apparition du bourgeon de régénération des deux côtés des individus d'une même sous-série, on obtient une courbe décroissante d'allure régulière (fig. 39).

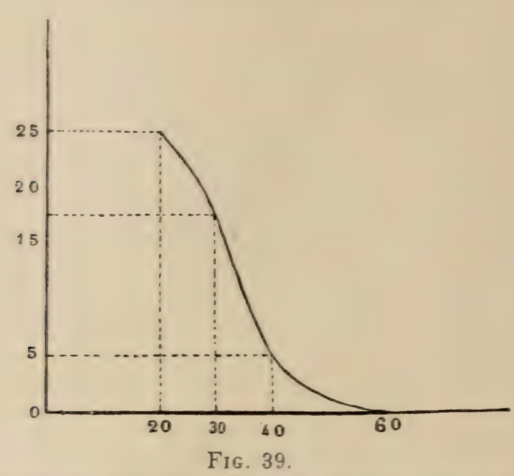


Fig. 39.

Diagramme représentant graphiquement les principaux résultats des séries B I.

§ 2. *Série B II. Résection du plexus brachial suivant* ab–a'b', *amputations dans le stylopode (GH) un nombre variable de jours après la suppression de l'innervation.*

Dans les deux sous-séries qui suivent, l'opération sur les nerfs ainsi que le niveau d'amputation sont identiques (Fig. 21, p. 65), mais, tandis que dans l'une des sous-séries (B II *a*) l'amputation fut pratiquée 10 jours après la résection du plexus, l'amputation, dans l'autre série (B II *b*), fut faite 20 jours après la première opération.

1° *Série B II* a.

Résection des nerfs suivant *ab-a'b'*, amputations dans le stylopode (GH) (fig. 21) 10 jours après.

8 *T. alpestris*. Ablation du plexus le 4 et 6 août, amputations bilatérales le 14 et 16 août 1922.

Toutes les pattes droites présentent un bourgeon de régénération, perceptible déjà au bout de 15 jours, mais parfaitement net

20 jours après l'amputation. Du côté gauche, on observe un début de régénération nettement décelable 25 jours après l'amputation, chez 4 individus. 10 jours après, 2 autres individus régénèrent également; les 2 derniers ne manifestent une régénération visible que respectivement 45 et 55 jours après l'amputation.

g. d. g. d. g d. g. d. g d.

A B C D E

FIG. 40.

Dessins des deux pattes de 5 individus de la série B II *a* (*T. alpestris*). 35 jours après l'amputation. 45 jours après la résection du plexus.

La fig. 40 montre que les différences de grandeur des régénérats des deux côtés d'un même individu, 35 jours après l'amputation, assez minimes dans quelques cas, sont toutefois sensibles. L'écart moyen dans l'apparition du bourgeon de régénération entre le côté opéré et le côté témoin est ici de 10 à 15 jours.

Sur 8 individus, tous ont présenté, du côté opéré, une régénération normale, bien que tardive.

2° *Série B II* b.

Résection des nerfs suivant *ab-a'b'*, amputations dans le stylopode (GH) (fig. 21) 20 jours après la destruction du plexus.

9 *T. cristatus* et *T. alpestris*. Opération sur les nerfs le 7 août, amputations bilatérales le 27 août 1922.

Il n'y a rien de spécial à dire de la régénération des membres témoins sauf qu'elle apparaît au bout de 20 jours et que, 50 jours après l'amputation, des pattes de dimensions assez considérables se trouvent être déjà régénérées. Quant à la régénération des pattes opérées, elle est, chez 6 individus, absolument simultanée avec celle des pattes témoins. Chez 2 individus la régénération commence 10 jours plus tard que dans les pattes témoins (30 jours après l'ampu-

tation) ; le dernier individu était entièrement cicatrisé et pigmenté au bout de 50 jours. La figure 41, très intéressante, montre les états de régénération des deux côtés de chacun des 9 individus de cette série, 50 jours après l'amputation; il sera utile de la comparer soit avec la fig. 40, soit avec les fig. 22 et 26, relatives aux opérations similaires des séries A.

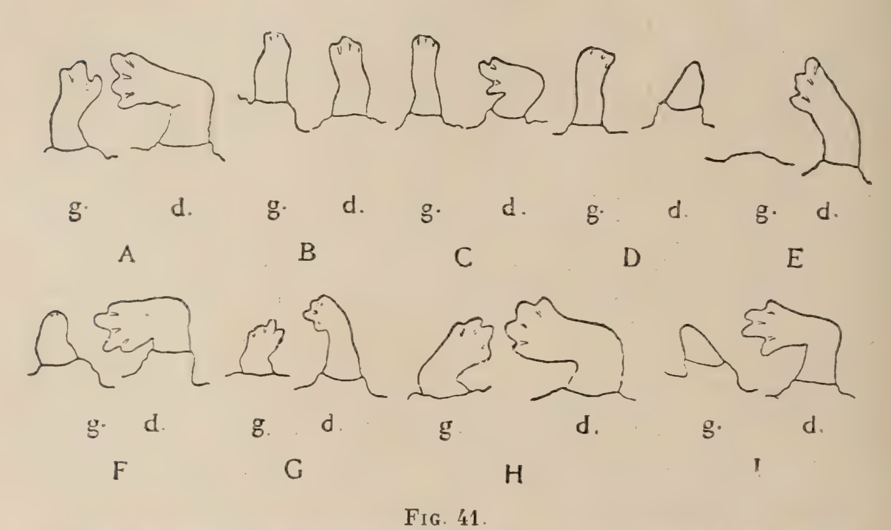


FIG. 41.

Dessins des deux pattes de tous les individus de la série B II *b* (*T. alpestris* et *T. cristatus*), 50 jours après l'amputation, 70 jours après la résection des nerfs.

Il ressort des résultats de cette série qu'après l'ablation des nerfs à mi-chemin entre la colonne vertébrale et l'insertion du bras, et amputation de la patte au ras de l'épaule, pratiquée 20 jours plus tard, la suppression de l'innervation n'exerce pratiquement plus d'action sur la régénération du membre, dans l'immense majorité des cas.

Ce résultat, en apparence surprenant, se comprend aisément si l'on réfléchit qu'après une amputation au ras de l'épaule, la régénération réapparaît, même dans les séries où l'amputation et la résection des nerfs ont été pratiquées simultanément (série A III *c*), toujours très rapidement du côté opéré (environ au bout de 35 à 40 jours). Or, c'est précisément le temps qui s'est écoulé entre le moment de la section nerveuse et celui de l'apparition du bourgeon de régénération.

Résumé de la Série B II. Les 17 individus de cette série, dans laquelle le niveau proximal de section des branches du plexus était le même que dans la série précédente (B I), mais où le niveau d'amputation portait sur une région voisine de l'épaule, ont montré un comportement qui cadre admirablement avec les prévisions formulées au début du présent chapitre:

1° Les individus de la série B II *a*, amputés 10 jours après la résection du plexus, ont présenté un retard minimum de 10 jours par rapport à la régénération du côté témoin.

2° Chez les individus de la série B II *b*, amputés 10 jours plus tardivement que dans la sous-série précédente, l'écart minimum dans l'apparition du bourgeon de régénération disparaît complètement et la régénération se fait des deux côtés simultanément.

3° Sur les 27 individus de la série B II, un seulement n'a pas régénéré d'une façon définitive, du côté privé d'innervation.

Si nous portons, comme précédemment, aux abscisses le temps écoulé entre la suppression de l'innervation et les amputations, aux ordonnées l'écart dans l'apparition du bourgeon de régénération entre les deux côtés du même individu, on remarque que nous obtenons à nouveau une courbe régulièrement descendante (fig. 42).

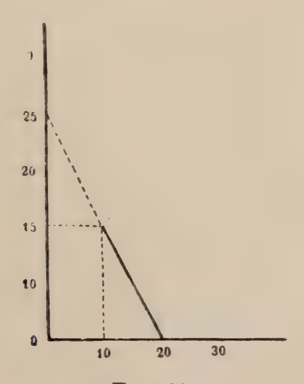


Fig. 42.

Diagramme représentant graphiquement les principaux résultats des séries B II. Le trait en pointillé représente l'extrapolation de la courbe obtenue jusqu'à l'intersection de cette dernière avec l'axe des ordonnées. (Amputations et résection des nerfs simultanés.)

Les résultats prennent toute leur valeur si on les compare à ceux qui sont obtenus après les mêmes interventions opératoires pratiquées non plus successivement, mais simultanément (Série A III *c*).

La simultanéité dans l'apparition des bourgeons de régénération des deux côtés de chaque individu ayant déjà été obtenue dans la série où les amputations sont retardées de 20 jours seulement, des séries à amputations encore plus tardives deviennent parfaitement inutiles et n'ont pas été exécutées.

§ 3. *Série B III. Résection du plexus brachial suivant* cd-a'b', *amputations suivant AB un nombre variable de jours après la suppression de l'innervation.*

Comme dans la série B I, le niveau d'amputation porte sur une région distale du zeugopode (AB). Mais maintenant le niveau proximal de section n'est plus *ab*, mais passe tout près de l'origine du plexus suivant *cd*, le niveau de résection étant comme toujours *a'b'* (fig. 23, p. 67)

Ces conditions opératoires étant invariables, je distinguerai 3 sous-séries, suivant que l'amputation a été pratiquée 20 jours (série B III *a*), 40 (série B III *b*) ou 75 jours (série B III *c*) après la suppression de l'innervation.

1° *Série B III* a.

Résection des nerfs suivant *cd-a'b'*, amputation dans le zeugopode (AB) (fig. 23), 20 jours après l'extirpation du plexus.

a) *Série B III* a_1. 6 *T. cristatus*. Opération nerveuse le 10 août, amputations bilatérales le 30 août 1921.

Les conditions opératoires de cette série ne sont pas tout à fait celles énoncées plus haut. En effet, ici, après la section des 3 nerfs du plexus brachial, le bout proximal des nerfs a été saisi avec une pince et très fortement tiré jusqu'à ce que l'on obtienne l'arrachement d'un segment plus long allant souvent jusqu'à l'origine des nerfs rachidiens.

Les pattes témoins régénèrent au bout de 20 jours. Pour les pattes opérées, au contraire, le comportement est sensiblement différent. 50 jours après l'amputation, les surfaces de section sont encore tout à fait planes. 20 jours plus tard seulement, 70 jours après l'amputation, la régénération débute chez 3 individus. Un autre commence à régénérer 80 jours après l'amputation. Deux individus

n'ont été le siège d'aucune régénération pendant les 6 mois que dura cette expérience.

Les dessins de la fig. 43 ont été faits 30 jours plus tard que ceux de la série B I a_4 (fig. 32). La comparaison des deux figures montre

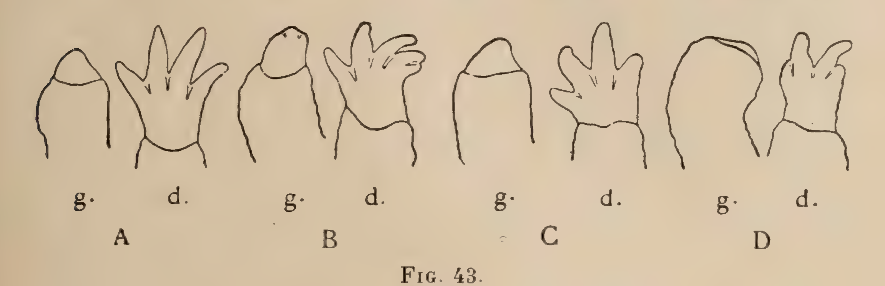


Fig. 43.

Dessins des deux pattes de 4 individus de la série B III a_1, 80 jours après l'amputation, 100 jours après la résection des nerfs.

comment, malgré cette différence de 30 jours, rendue bien manifeste par la dissemblance des pattes témoins des deux séries, les pattes opérées sont, dans les deux cas, au même stade de début de régénération. Celle-ci s'est donc produite, en somme, 30 jours plus tard que dans la série mentionnée, ce qui est à mettre sur le compte d'une section plus proximale du plexus nerveux, extrait par arrachement.

Dans cette série, l'écart entre les deux pattes en régénération est de 55 à 60 jours, tandis que 2 individus sur 6 ne régénèrent pas du tout.

b) *Série B III* a_2. — 12 *T. cristatus.* Ablation du plexus depuis son origine le 31 juillet, amputations bilatérales le 20 août 1922.

Les conditions opératoires énoncées plus haut sont ici exécutées rigoureusement (méthode opératoire B) et correspondent exactement au schéma de la fig. 23.

Du côté témoin, la régénération débute visiblement 20 jours après l'amputation et aboutit 30 jours plus tard à une main pratiquement achevée. Du côté opéré, ce n'est que 75 jours après l'amputation que l'on aperçoit, chez 3 individus, des bourgeons de régénération. 10 jours plus tard, 3 autres régénèrent également, tandis que les 6 derniers individus n'ont présenté aucune régénération pendant plus de 4 mois.

La fig. 44, faite 85 jours après l'amputation, montre des régénérats très avancés du côté des pattes témoins, tandis que de jeunes bourgeons de régénération commencent seulement à apparaître chez quelques individus.

L'écart minimum dans l'apparition du bourgeon de régénération est ici de 55 à 65 jours.

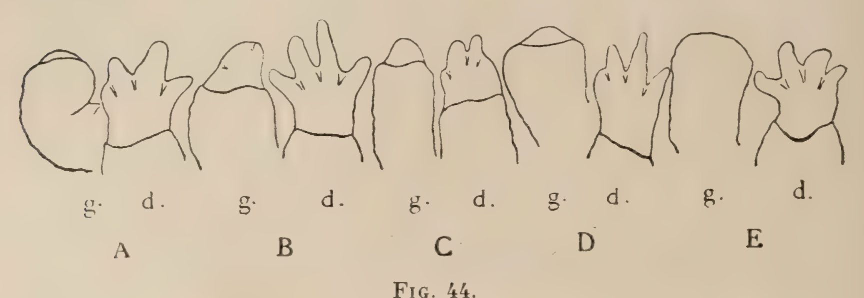


Fig. 44.

Dessins des deux pattes de 5 individus de la série B III a_2, 85 jours après l'amputation, 105 jours après la résection des nerfs.

2° *Série B III* b.

Résection des nerfs suivant *cd-a'b'*, amputations suivant A B (fig. 23) 40 jours après l'extirpation du plexus.

14. *T. cristatus*. Résection du plexus le 21 juillet, amputations bilatérales le 30 août 1922.

Du côté témoin, la régénération est générale 20 à 25 jours après l'amputation. A ce moment, rien n'est encore visible du côté opéré. 35 jours après l'amputation, cependant, un bourgeon de régénération devient visible, de ce côté, chez un très jeune individu[1], alors que le régénérat de la patte témoin de ce dernier présente des doigts assez bien individualisés. 10 jours plus tard, 45 jours après l'amputation, la régénération devient macroscopiquement décelable chez 2 autres individus et chez 4 autres enfin, au bout d'une nouvelle période de 10 jours. Les 7 individus restant se sont montrés réfractaires à toute poussée régénérative.

[1] Il s'agit de l'individu A, sur la fig. 45, qui s'était métamorphosé au laboratoire et qui était de ce fait à peine âgé d'une demi-année. La comparaison des dessins des pattes de cet individu, avec ceux des autres individus de cette série explique du reste suffisamment le comportement aberrant de ce jeune Triton.

Les dessins des pattes de 5 des individus de cette série, effectués 60 jours après l'amputation (fig. 45), montrent ces états des régénérats; il sera utile de les comparer d'une part avec les dessins de la série précédente (fig. 43 et 44) et d'autre part avec les dessins

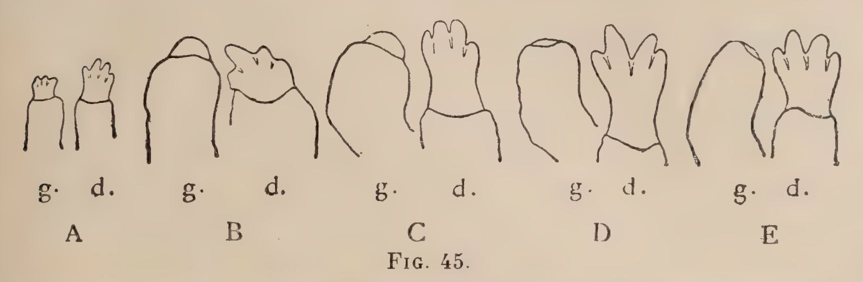


Fig. 45.

Dessins des deux pattes de 5 individus de la série B III *b*, 60 jours après l'amputation, 100 jours après la suppression de l'innervation.

de la série B I *c* (fig. 33, 34 et 35), relatifs à des cas où la date d'amputation après la suppression de l'innervation avait été la même, mais où le niveau de section des nerfs était plus distal.

En résumé, le retard dans l'apparition du bourgeon de régénération du côté opéré chez des individus qui avaient été amputés 40 jours après la suppression du plexus depuis son origine, est de 15 jours, dans un cas exceptionnel, de 25 jours en moyenne. 7 individus parmi 14 n'ont présenté aucune régénération pendant toute la durée de l'expérience.

3° *Série B III* c.

Résection des nerfs suivant *cd-a'b'*, amputations dans le zeugopode (AB) (fig. 23) 75 jours après l'extirpation du plexus.

9 *T. cristatus*. Résection du plexus brachial le 25 juillet, amputations bilatérales le 8 octobre 1922.

Du côté témoin, les bourgeons de régénération deviennent visibles 30 jours après l'amputation chez presque tous les individus et 5 jours plus tard dans la totalité des cas. Du côté opéré, des bourgeons deviennent manifestes, chez 4 individus, à la même date; un autre individu se met à régénérer un peu plus tardivement; 4 Tritons, enfin, n'ont été le siège d'aucune poussée régénérative pendant plus de 5 mois, jusqu'à ce que l'expérience prenne fin.

La fig. 46 représente les résultats 50 jours après l'amputation. On voit qu'elle est en tous points comparable avec les fig. 36 et 37 des séries B Id_1 et B Id_2, où les nerfs du plexus avaient été réséqués suivant *ab-a'b'* et où l'amputation avait été pratiquée 60 jours après la suppression de l'innervation. A ce point de vue, cette série méritait d'être relevée.

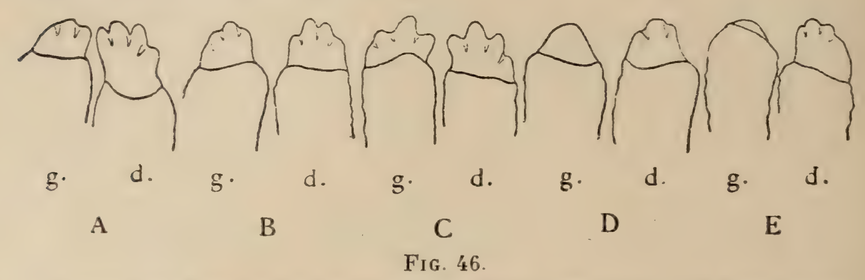


Fig. 46.

Dessins des deux pattes de 5 individus de la série B III *c*, 50 jours après l'amputation, 125 jours après la suppression de l'innervation.

Il résulte des 9 cas envisagés, qu'après l'ablation du plexus dans sa totalité, et une amputation retardée de 75 jours, l'apparition du pouvoir régénérateur se fait du côté opéré simultanément avec le côté témoin. 4 individus sur 9 n'ont présenté aucune régénération du côté où leur innervation avait été si radicalement supprimée.

Résumé de la série B *III*. Pour la discussion, il sera utile de faire abstraction des 6 cas de la série B *IIIa* dans laquelle les conditions opératoires ne sont pas tout à fait celles qui avaient été annoncées.

Les séries B IIIa_2, B III*b* et B III*c* dans lesquelles, pour une même intervention opératoire et un même niveau de section des pattes, l'amputation avait été retardée respectivement de 20, 40 ou de 75 jours, présentent au contraire des écarts décroissants dans les dates d'apparition du bourgeon de régénération entre les deux côtés du même individu:

1° L'amputation suivant AB étant pratiquée 20 jours après la suppression du plexus, l'écart est de 55 jours.

2° Pour la même opération, cet écart devient égal à 25-35 jours lorsque l'amputation a été pratiquée 40 jours après la suppression de l'innervation. Il faut excepter un très jeune individu qui n'est guère comparable aux autres.

3° L'écart devient nul quand, toujours pour la même opération, les amputations sont effectuées 75 jours après la section nerveuse.

En construisant un graphique (fig. 47) sur le même principe que pour les deux séries précédentes, on obtient une courbe de même allure (fig. 39 et 42).

Dans la série A IV *a* qui correspond aux mêmes données expérimentales que la série B III, nous avons constaté un retard de 75 jours dans l'apparition du bourgeon de régénération du côté opéré, par rapport au côté témoin. Or, c'est précisément le point atteint par la courbe si on la prolonge par extrapolation vers la gauche jusqu'au moment où il n'y a plus d'intervalle entre les 2 interventions. (Trait en pointillé de la fig. 47.)

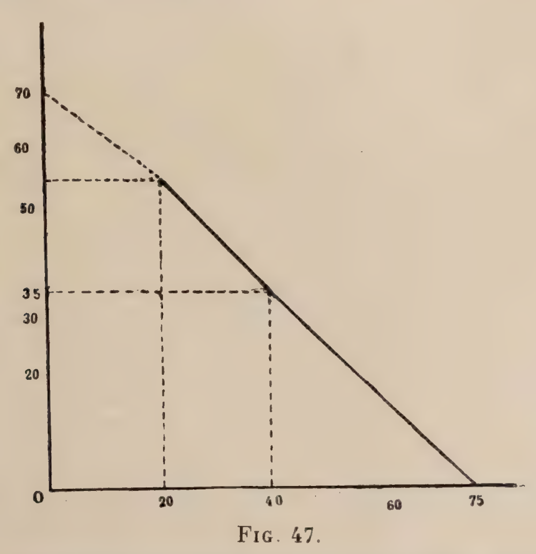


FIG. 47.

Diagramme représentant graphiquement les principaux résultats des séries B III. Le trait en pointillé représente l'extrapolation de la courbe obtenue jusqu'à l'intersection de cette dernière avec l'axe des ordonnées (amputations et résection des nerfs simultanées).

§ 4. *Série B IV. Résection du plexus brachial suivant* cd-a'b', *amputations suivant GH, un nombre de jours variable après la suppression de l'innervation.*

Comme dans la série B II, le niveau d'amputation porte sur une région proximale du stylopode (GH), mais le niveau de section proximal du plexus est ici *cd* (fig. 25, p. 70), le niveau de résection étant toujours *a'b'*.

Je distinguerai deux sous-séries suivant que l'amputation a été pratiquée 10 jours (série B IV *a*) ou 20 jours (série B IV *b*) après l'extirpation du plexus.

1° *Série B IV* a.

Résection des nerfs suivant *cd-a'b'*, amputations dans le stylopode (GH) (fig. 25) 10 jours après la résection du plexus.

Il résulte des conditions opératoires de cette série qu'elle est comparable avec la série B II *a*, tant au point de vue du niveau d'amputation qu'à celui du retard apporté à l'amputation. Elle en diffère, cependant, par le niveau de section des nerfs qui correspond ici à l'origine même du plexus.

Pour obtenir des résultats comparables avec ceux de la série B II *a*, j'ai opéré exactement à la même époque de l'année.

7 *T. alpestris.* Ablation du plexus le 3 août, amputations bilatérales le 13 août 1922.

Les pattes témoins régénèrent très rapidement et présentent, dans tous les cas, des bourgeons de régénération, une vingtaine de jours après l'amputation.

Les pattes opérées, par contre, régénèrent plus tardivement. Dans quatre cas, la régénération devient apparente 45 jours après l'amputation; 2 individus commencent à régénérer respectivement 5 et 10 jours plus tard; 1 individu, enfin, n'a présenté aucune régénération pendant tout le temps où il a été observé (6 mois).

La fig. 48 montre l'état de régénération des deux pattes de cinq individus de cette série, 55 jours après l'amputation. Il sera très intéressant de la comparer d'une part avec la fig. 40 de la série B II *a* déjà mentionnée et d'autre part avec la fig. 26 de la série A IV b_1 où l'intervention opératoire et le niveau d'amputation sont les mêmes, mais où les deux opérations ont été effectuées simultanément.

Il ressort des résultats de la série B IV *a* que l'écart minimum dans l'apparition des bourgeons de régénération des deux côtés est de 25 à 30 jours (un seul individu sur 7 n'a pas régénéré).

Fig. 48.

Dessins des deux pattes de 5 individus de la série B IV *a*, 55 jours après l'amputation, 65 jours après la résection du plexus.

2° *Série B IV* b.

Résection des nerfs suivant *cd-a'b'*, amputations suivant G H (fig. 25) 20 jours après la résection du plexus.

10 *T. cristatus*. Ablation du plexus le 1er août, amputations bilatérales le 21 août 1922.

Cette série peut être comparée avec la série B II *b*, où la date et le niveau d'amputation sont les mêmes, mais où le plexus avait été réséqué suivant le niveau proximal *ab*, tandis qu'ici il est extrait depuis son origine.

Du côté témoin, la régénération rapide et commençant au bout de 20 jours, aboutit à une petite patte avec début de différenciation des doigts, 50 jours après l'amputation.

Du côté opéré, 5 individus commencent à régénérer au bout de 35 jours. Les dessins effectués (fig. 49) 50 jours, après l'amputation, montrent nettement la différence de taille des deux sortes de régénérats. Cet écart de taille contraste singulièrement avec celui de la fig. 41 de la série B II *b*. On verra, sur la même figure, que 3 autres individus présentent, à ce moment (50 jours après l'amputation), un gros bourgeon. Enfin, 4 individus ne montrent aucune régénération du côté privé d'innervation.

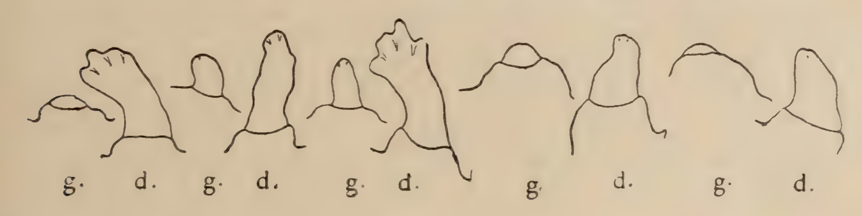


FIG. 49.
Dessins des deux pattes de 5 individus de la série B IV *b*, 50 jours après l'amputation, 70 jours après la résection du plexus.

L'écart minimum entre les dates d'apparition des régénérats des deux côtés fut, dans cette expérience, de 15 jours.

Il résulte de ces deux sous-séries B IV *a* et B IV *b* que si, pour un même niveau proximal (*cd*) de section des nerfs et un même niveau d'amputation (GH) des pattes, les dates d'amputation varient, on obtient des écarts variables de la façon suivante :

1° L'amputation étant retardée de 10 jours, l'écart dans l'appa-

rition du bourgeon de régénération entre le côté témoin et le côté opéré présente une valeur minimum de 25 jours.

2° L'amputation étant retardée de 20 jours, les conditions opératoires étant les mêmes, on obtient, comme valeur minimum des écarts, 15 jours.

3° La différence des retards dans les dates d'apparition des bourgeons de régénération du côté opéré, 25 — 15 = 10 jours, correspond ainsi exactement à la différence (10 jours), que présentent les retards dans les dates d'amputation.

4° Sur 17 individus de cette série, 5 ne présentèrent aucune régénération pendant plusieurs mois.

En reportant comme précédemment les données de cette série dans un graphique (fig. 50), on obtient une courbe qui, poursuivie, par extrapolation, au-delà des résultats obtenus, indique que l'on obtiendrait la simultanéité dans l'apparition du bourgeon de régénération en pratiquant l'amputation 35 jours après la suppression de l'innervation. Cette prolongation est d'autant plus admissible que, lorsque l'amputation est pratiquée simultanément avec la résection du plexus suivant *cd* (série A IV *b*), on obtient réellement cette valeur pour le retard dans l'apparition du bourgeon de régénération, qui est, en effet, égal à 35 jours.

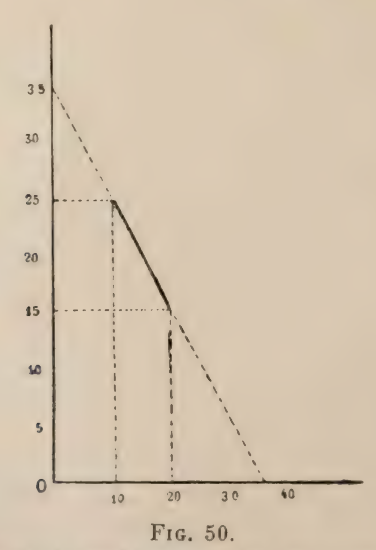


Fig. 50.

Diagramme représentant graphiquement les principaux résultats des séries B IV. Trait plein = courbe obtenue; trait en pointillé = extrapolation des données de la courbe.

TABLEAU II. — RÉCAPITULATION DES SÉRIES B.

Série	Nombre d'individus	Opérations sur les nerfs	Opérations amputation	Amputation retardée de	Niveau de section des nerfs	Niveau d'amputation	Apparition de la régénération Côté opéré	Apparition de la régénération Côté témoin	Ecart entre les deux régénérations	Régénération absente
I Ba_1	14	17 mai	6 juin	20 jours	*a b - a' b'*	A - B	35-45 jours	20-25 jours	15-25 jours	7 indiv.
I Ba_2	6	19 mai	8 juin	id.	id.	id.	40 »	25 »	15 »	0 »
I Ba_3	9	10 août	30 août	id.	id.	id.	50 »	20 »	30 »	1 »
I B*b*	10	24 avril	24 mai	30 jours	*a b - a' b'*	A - B	35-45 jours	25-30 jours	10-15 jours	1 indiv
I Bc_1	11	18 mai	27 juin	40 jours	*a b - a' b'*	A - B	30 jours	20 jours	10 jours	0 indiv.
I Bc_2	13	15 mai	24 juin	id.	id.	id.	20-30 »	id.	0-10 »	6 »
I Bc_3	11	18 avril	28 mai	id.	id.	id.	—	—	0-10 »	5 »
I Bd_1	9	22 mars	21 mai	60 jours	*a b - a' b'*	A - B	30 jours	30 jours	0	1 indiv.
I Bd_2	14	16 mai	15 juillet	id.	id.	id.	15 »	15 »	0	1 »
I Bd_3	11	25 avril	24 juin	id.	id.	id.	30 »	30 »	0	1 »
I B*e*	6	16 janv.	24 avril	100 jours	*a b - a' b'*	A - B	30 jours	30 jours	0	0 indiv.
II B *a*	8	4-6 août	14-16 août	10 jours	*a b - a' b'*	G - H	25 jours	15 jours	10 jours	0 indiv.
II B*b*	9	7 août	27 août	20 jours	*a b - a' b'*	G - H	20 jours	20 jours	0	1 indiv.
III Ba_1	6	10 août	30 août	20 jours	*c d - a' b'*	A - B	70 jours	20 jours	50 jours	2 indiv.
III Ba_2	12	31 juillet	20 août	id.	id.	id.	75 »	20 »	55 »	6 »
III B*b*	14	21 juillet	21 août	30 jours	*c d - a' b'*	A - B	45-55 jours	20 jours	25-35 jours	7 indiv.
III B*c*	9	25 juillet	8 oct.	75 jours	*c d - a' b'*	A - B	30 jours	30 jours	0	4 indiv.
IV B*a*	7	3 août	13 août	10 jours	*c d - a' b'*	G - H	45 jours	20 jours	25 jours	1 indiv.
IV B*b*	10	1 août	21 août	20 jours	*c d - a' b'*	G - H	35 jours	20 jours	15 jours	4 indiv.

§ 5. *Récapitulation.*

Si l'on considère séparément chacune des 4 séries qui précèdent, on voit que, dans tous les cas, pour un même niveau de section nerveuse et d'amputation, le retard que met — par rapport à la patte témoin — la patte opérée à entrer en régénération est d'autant plus petit que l'amputation a été faite plus longtemps après la section nerveuse (voir tableau II).

Ainsi, dans la première série B I (*ab*-AB) on obtient les chiffres suivants:

Amputation retardée de	Début de régénération de la patte opérée; Nombre de jours après l'amputation	Retard de la patte opérée sur la patte témoin
20 jours	40 à 50 jours	15 à 25 jours
30 »	45 »	15 »
40 »	30 »	10 »
60 »	30 »	0 »

A partir de 40 à 50 jours, le retard devient nul et la patte opérée se trouve avoir déjà récupéré son pouvoir régénérateur au moment de l'amputation, si bien que sa régénération est simultanée avec celle de la patte témoin.

Dans la 2me série (B II), où les conditions opératoires sont *ab*-GH, on observe la même décroissance du retard à mesure que le moment de l'amputation est plus éloigné de celui de la section nerveuse:

Amputation retardée de	Régénération de la patte opérée, après l'amputation	Retard de la patte opérée sur la patte témoin
10 jours	25 jours	10 jours
20 »	20 »	0 »

Pour la 3me série (B III), à conditions opératoires *cd*-AB, on obtient les chiffres suivants:

Amputation retardée de	Régénération de la patte opérée, après l'amputation	Retard de la patte opérée sur la patte témoin
20 jours	70 jours	50 jours
30 »	45 à 55 »	25 à 35 »
75 »	30 »	0 »

Pour la 4me série (B IV), à conditions opératoires *cd*-GH, les mêmes rapports s'expriment par les chiffres suivants :

Amputation retardée de	Régénération de la patte opérée, après l'amputation	Retard de la patte opérée sur la patte témoin
10 jours	45 jours	25 jours
20 »	35 »	15 » »

Nous avons vu que,dans le cas de sections nerveuses et d'amputations simultanées, la patte opérée ne récupère jamais son pouvoir régénérateur qu'après un certain temps. Ici aussi, cette récupération ne se fait qu'après un certain délai. Mais si l'on attend pour amputer que ce temps se soit écoulé, tout se passe comme si les nerfs n'avaient pas été sectionnés et la régénération du côté témoin devient alors synchrone de celle de la patte témoin, amputée en même temps. Si l'on ampute plus tôt, le temps déjà écoulé entre le moment de la section nerveuse et celui de l'amputation a pu être utilisé par les processus qui permettent à nouveau la régénération. Il en résulte que celle-ci apparaît d'autant plus tôt après l'amputation qu'il y a déjà eu plus de temps disponible entre le jour de la section nerveuse et celui de cette amputation.

Le temps nécessaire pour la manifestation du pouvoir régénérateur et que l'on pourrait appeler *temps total* se trouve dans les dernières expériences décomposé en deux fractions : le délai écoulé entre la section nerveuse et l'amputation ; celui écoulé entre l'amputation et le début de la régénération. Or, il se trouve que ce temps total, pour une même série et dans des conditions de saison comparables, est une constante. De plus, comme il était à prévoir, il est sensiblement égal au temps nécessaire à la manifestation du

pouvoir régénérateur lorsque les deux opérations, section nerveuse et amputation, sont pratiquées simultanément. C'est ce que montre le tableau suivant:

Séries	1er Temps De la sect. nerv. à l'amput.	2me Temps De l'amputation à la régénération	Temps total
1re Séri (*ab*-AB)			
Opérat. simultanées (A) . .	0 jours	60-75 jours	60-75 jours
Amput. retardées de 20 jours	20 »	40-50 »	60-65 »
» » » 30 »	30 »	45 »	75 »
» » » 40 »	40 »	30 »	70 »
» » » 60 »	60 »	30 »	90* »
2me Série (*ab*-GH)			
Opérat. simultanées (A) . .	0 jours	35 jours	35 jours
Amput. retardées de 10 jours	10 »	25 »	35 »
» » » 20 »	20 »	20 »	40* »
3me Série (*cd*-AB)			
Opérat. simultanées (A) . .	0 »	80-90 »	80-90 »
Amput. retardées de 20 jours	20 »	70-75 »	90-95 »
» » » 30 »	30 »	50 »	80 »
» » » 75 »	75 »	30 »	105* »
4me Série (*cd*-GH)			
Opérat. simultanées (A) . .	0 »	55 »	55 »
Amput. retardées de 10 jours	10 »	45 »	55 »
» » » 20 »	20 »	35 »	55 »

Il faut, pour la compréhension de ce tableau, tenir compte du fait que dans le temps total, il y a en réalité deux éléments: *a*) celui qui s'écoule déjà avant que la régénération apparaisse dans la patte témoin; *b*) celui que met la patte opérée à récupérer son pouvoir régénérateur.

Il en résulte que si l'amputation est faite après que le temps de récupération de la régénération est écoulé, il faut y ajouter le temps que met la patte témoin à entrer en régénération.

Ainsi, dans la première série, le temps total est, dans le cas d'opérations simultanées, de 60 à 65 jours, tandis que le temps nécessaire à l'apparition de la régénération de la patte témoin est de 25 jours. La différence, 35 à 40 jours, représente le temps réel nécessaire au retour du pouvoir régénérateur. Si l'on ampute au bout de 40 jours, ce retour est pratiquement effectué et la patte régénère presque en même temps que la patte témoin, au bout de 30 jours. Si l'on a attendu 60 jours avant d'amputer, le retour au pouvoir régénérateur

est depuis longtemps effectué, la patte régénérera 30 jours après l'amputation comme la patte témoin, c'est-à-dire 90 jours après la section nerveuse. C'est parce que l'on a laissé écouler un temps supplémentaire entre le moment du retour à l'état normal et celui de l'amputation que l'on voit, dans les trois premières séries, le temps total se relever à la fin (cas marqués d'un astérisque).

La comparaison des chiffres relatifs aux opérations simultanées, et aux cas dans lesquels l'amputation a été retardée (sans dépasser le temps nécessaire au retour à l'état normal), montre qu'il y a, pour chaque série, un temps minimum, nécessaire à la reprise du pouvoir régénérateur. Ce temps de récupération est une constante pour une même série.

Par contre, ce temps varie d'une série à l'autre et nous pouvons faire ici les mêmes constatations que dans les cas d'opérations simultanées. Ici aussi, le temps nécessaire au retour à la capacité de régénération est fonction de la distance entre le niveau de section nerveuse et celui de l'amputation.

Entre ab et AB, le temps total nécessaire est de 60 à 75 jours, moins le temps nécessaire (25 jours) à la régénération de la patte témoin, soit 35 à 40 jours comme valeur moyenne pour le temps de récupération.

Entre ab et GH ce temps de récupération (30 à 40 — 15 à 20) s'abaisse à 20 jours.

Entre cd et AB cette durée (80 à 90 — 20 à 30) est de 60 jours.

Entre cd et GH elle s'abaisse (55 — 20) à 35 jours.

Ici encore, l'explication la plus vraisemblable est que le retour à la capacité de régénération est dû à la reconstitution des axones sectionnés ; la durée de celle-ci est évidemment d'autant plus longue que la distance à parcourir est plus grande. Si l'on coupe les nerfs plus proximalement, le point de départ de la régénération est plus éloigné. Si on rapproche du corps le niveau d'amputation, on va au devant des axones régénérés. Pour une distance constante, la régénération des axones se fait suivant une durée constante, mais variant avec la saison.

Toutefois, cette explication, qui rend compte du rétablissement du pouvoir régénérateur, que la section des nerfs avait inhibé, reste une hypothèse que j'examinerai de plus près à propos des vérifications physiologiques et anatomiques que j'ai effectuées.

CHAPITRE IV.

La suppression globale de l'innervation et la régénération des membres chez des larves d'Urodèles de 20 à 30 mm.

Les résultats des séries A et B ont démontré l'étroite dépendance de la régénération des membres des Tritons vis-à-vis du système nerveux. La présence d'une innervation intacte s'est révélée une condition indispensable, la régénération faisant défaut en son absence et apparaissant de nouveau lorsque, semble-t-il, les nerfs ont été eux-mêmes reconstitués, par régénération. Les artifices expérimentaux précédemment utilisés ont montré la très grande précision de cette dépendance entre le système nerveux et la régénération des pattes.

Jusqu'ici, cependant, mes expériences n'avaient porté que sur des organismes adultes, âgés de plusieurs années. Il était dès lors tout indiqué de vérifier la généralité du phénomène observé et d'établir si la régénération des membres de larves d'Urodèles obéissait aux mêmes lois que celles des Urodèles adultes.

Le chapitre consacré à l'historique a montré que, dans l'esprit de tous mes devanciers, la question s'est présentée d'une façon très simple, puisque les trois auteurs (Rubin, Wintrebert et Goldstein) qui ont publié des travaux sur cette question, sont tous d'accord pour n'accorder au système nerveux aucune action dans la régénération de ces jeunes organismes.

Par une curieuse inconséquence, les savants qui ont critiqué les travaux d'après lesquels le système nerveux n'avait pas d'influence sur la régénération des animaux adultes, ont accepté, sans réserves, les résultats expérimentaux de Rubin, Goldstein et Wintrebert qui sont ainsi devenus classiques.

J'ai déjà dit plus haut combien la méthode employée par les auteurs cités était critiquable, toutes les expériences ayant porté uniquement sur le cerveau ou la moelle épinière, les ganglions rachidiens et le système nerveux sympathique étant restés, après l'intervention opératoire, absolument intacts et en communication ininterrompue avec les membres.

J'ai repris ces expériences en appliquant aux larves la méthode qui consiste à réséquer les branches du plexus qui fournissent toute l'innervation des membres.

Pour donner aux expériences plus de valeur démonstrative, je me suis efforcé de travailler sur un matériel aussi jeune que possible, et les larves les plus grandes que j'aie opérées dans ce but ne dépassaient pas 30^{mm}. Ainsi, me suis-je tenu constamment en-dessous de la grandeur des sujets opérés par GOLDSTEIN, le seul qui ait travaillé sur des larves de Tritons *(T. taeniatus)*.

§ 1. *Matériel et techniques opératoires.*

J'ai utilisé pour cette recherche des larves de *Salamandra maculosa*, nées le jour même au Laboratoire ou extraites de l'utérus maternel, et des larves de *Triton cristatus* et de *T. alpestris*, fraîchement capturées dans l'étang de l'Institut.

La méthode opératoire est évidemment très délicate, mais j'ai réussi à extraire toutes les branches des deux plexus avec une certitude suffisante.

Les larves étaient narcotisées, comme les adultes, dans une solution d'éther, spécialement préparée à cet usage, quelques gouttes d'anesthésique suffisant pour 20 cm^3. La principale condition de réussite est la rapidité avec laquelle l'opération est effectuée, toute recherche un peu prolongée des nerfs étant généralement mortelle pour les larves. Pour l'opération, la larve endormie est placée sur la table d'opération humectée d'eau pour éviter le dessèchement, puis toute l'opération est effectuée sous le champ d'une loupe binoculaire, permettant un grossissement de 27 diamètres. La recherche et la section des nerfs ne sauraient, en effet, être pratiquées autrement, les branches du plexus étant, à cet âge, d'une extrême finesse et presque entièrement transparentes. Pour l'éclairage, il est indispensable de se servir de la lampe Mignoter (Leitz) qui permet d'obtenir un faisceau lumineux très puissant et susceptible d'être orienté à volonté. La résection des nerfs du plexus est pratiquée comme chez les Tritons adultes. Pour ce qui concerne le niveau de section des nerfs, je ne saurais donner des indications précises, les branches du plexus étant réséquées dans des conditions qui ne permettent pas, à ce point de vue, une précision constante. Je puis cependant être affirmatif quant au fait de la suppression totale de l'innervation,

toute opération douteuse, sauf dans deux cas qui seront signalés tout spécialement, étant éliminée. La durée de l'opération consistant dans l'ouverture de la région sous-scapulaire ou sacrée, ainsi que dans la résection des trois ou quatre branches du plexus, ne doit pas dépasser cinq minutes. Après l'opération, la larve, dont la plaie ne peut pas être suturée, est placée dans une solution physiologique que j'ai composée en modifiant le liquide de LOCKE, en abaissant à 0,01 % la teneur en chlorure de chaux, mais en relevant, par contre, à 0,02 % la teneur en chlorure de potassium. Le liquide que j'ai utilisé était, en définitive, le suivant:

1.	Chlorure de chaux	0,01 %
2.	» de potassium	0,02 %
3.	» de sodium	0,6 %
4.	Bicarbonate de soude	0,02 %

Cette solution est isomoléculaire à une solution de 0,665 % de chlorure de sodium.

Ce milieu physiologique à 6,7 ‰ m'a donné d'excellents résultats, et, avec cette solution, je n'ai pour ainsi dire pas eu de décès parmi les larves opérées. La solution saline était préalablement stérilisée, puis très fortement agitée pendant un quart d'heure au moins avant l'emploi, afin de l'aérer. Faute de prendre cette dernière précaution, on est certain de retrouver le lendemain les larves mortes, asphyxiées.

Les individus opérés étaient tenus séparément dans des cylindres en verre et, 5 à 6 jours après l'opération, le milieu physiologique était remplacé par de l'eau ordinaire. L'observation et l'enregistrement des progrès de la régénération se faisaient tous les trois jours, ces jeunes organismes régénérant avec une vitesse considérable. La patte opérée et la patte témoin furent dessinées, dans la règle, tous les dix jours, quelquefois même à des intervalles de cinq jours seulement. Les dessins furent effectués, comme pour les séries des Tritons adultes, à l'aide de la chambre claire avec un grossissement linéaire de 27 diamètres. Pour rendre les dessins possibles, les larves ont été très légèrement narcotisées à l'éther; je n'ai perdu aucun des individus, malgré ces narcoses répétées, très légères, il est vrai, contrairement à ce que l'on trouve rapporté par beaucoup d'auteurs.

§ 2. *Série L I. Opérations sur Salamandra maculosa.*

a) *Pattes antérieures :*

1° *Série L I* a. — 5 larves de *S. maculosa*, de 25 à 30^{mm} de longueur, venant d'être extraites de l'utérus maternel, sont opérées, le 1er mai 1923.

Comme les conditions opératoires, et consécutivement les résultats, variaient légèrement, je rapporte ici les résultats de cette série sous forme d'un tableau :

Niveaux d'amputat. des deux pattes	Début d'apparition du bourgeon de Régén. — Côté témoin	Début d'apparition du bourgeon de Régén. — Côté opéré	Ecart entre les deux régénérats
	Nombre de jours après l'amputation		
A - B	15 jours	60 jours	45 jours
C - D	12 jours	35 jours	23 jours
G - H	12 jours	30 jours	18 jours
A - B	18 jours	60 jours	42 jours
E - F	12 jours	65 jours	53 jours

Les dessins de la fig. 51, qui ont été effectués 35 jours après l'amputation et la suppression de l'innervation, montrent bien l'absence complète de toute régénération des pattes gauches dans trois cas (les individus A, D et E visibles sur la figure). Cependant, les deux autres individus B et C montrent à ce moment, un début de régénération nettement visible du côté gauche. Par contre, la régénération des pattes droites témoins est partout très avancée.

Il résulte de cette série où les amputations avaient été pratiquées à des niveaux comparables à ceux utilisés pour les Tritons adultes que, somme toute, le comportement des larves de Salamandres,

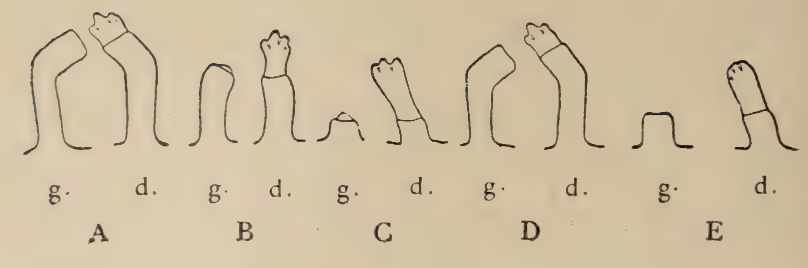


Fig. 51.

Dessins des deux pattes de toutes les larves de la série L I *a (Salamandra maculosa)* effectués 35 jours après l'amputation et la résection des nerfs. (Gross. environ × 5,5.)

au point de vue de l'action du système nerveux, est le même que celui des Tritons adultes. On observe un retard minimum de 18 jours dans l'apparition du bourgeon de régénération, puis la régénération du côté opéré devient également manifeste, consécutivement au retour nettement observé de la sensibilité et de la motricité de la patte primitivement paralysée.

b) *Pattes postérieures :*

2° *Série L I* p. — 4 larves de *Salamandra maculosa*, nées au Laboratoire le jour précédant l'opération, longues respectivement de 25, 28, 29,5 et 30^{mm}, sont opérées le 1er septembre 1923. L'extraction des quatre branches du plexus crural est complète. Les amputations ont porté sur différents niveaux, comme il ressort de la fig. 52.

10 jours après l'amputation, deux individus présentent, du côté témoin, un début douteux de régénération ; 17 jours après l'ampu-

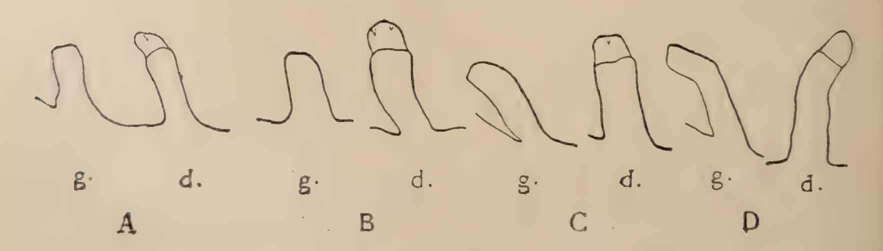


Fig. 52.

Dessins des deux pattes des 4 larves de la série L I *p (S. maculosa)* 24 jours après l'amputation et la résection des nerfs. (Gross. environ × 5,5.)

tation, ces deux individus montrent des bourgeons de régénération bien formés, qui existent aussi chez les deux autres larves, mais qui y sont plus petits. Du côté opéré, les surfaces d'amputation semblent être cicatrisées et pigmentées. 24 jours après l'opération, les dessins de la fig. 52 montrent, du côté témoin, de larges palettes avec début de différenciation des doigts, tandis que, du côté opéré, tous les individus présentent, en ce moment, des surfaces d'amputation parfaitement planes, recouvertes d'un tissu épithélial normal et pigmenté, comme le reste du corps.

30 jours plus tard — 54 jours après l'amputation — une des larves a présenté du côté opéré un bourgeon de régénération, alors que du côté témoin les pattes étaient régénérées, au point de ne plus pouvoir être distinguées de pattes normales. Les 3 autres individus n'ont été le siège d'aucune régénération, du côté opéré, pendant plus de 4 mois.

Les résultats obtenus avec les larves de Salamandres, opérées dans les mêmes conditions que les Tritons adultes, montrent donc très nettement que la régénération des pattes antérieures et postérieures dépend aussi de leur innervation.

L'apparition du bourgeon de régénération, du côté opéré, ne se fait, en aucun cas, avant un minimum de 35 jours, alors que du côté témoin les pattes présentent déjà, à ce moment, des doigts bien différenciés. L'écart dans l'apparition des deux bourgeons de régénération des mêmes individus est de 18 à 53 jours. 3 individus sur 9 n'ont présenté aucune régénération du côté opéré.

Etant donné l'impossibilité de préciser avec une exactitude suffisante le niveau de section des branches du plexus, il ne peut être question ici de rechercher les relations existant entre la valeur du retard de la patte opérée et la distance entre le niveau de section des nerfs et celui d'amputation.

§ 3. *Série L II. Opérations sur larves de Tritons.*

a) *Pattes antérieures :*

Le matériel utilisé ici est indifféremment constitué par des larves de *T. cristatus* ou *T. alpestris*; toutefois il convient de dire que, pour une même grandeur (dépassant 20 ^{mm}), une larve de *Triton cristatus* est beaucoup plus jeune qu'une larve de *T. alpestris*, les premiers présentant une croissance initiale beaucoup plus forte que les seconds.

3° *Série L II* a. — 6 larves de *T. cristatus* de 24 à 28,5 ^{mm} et 10 larves de *T. alpestris* de 22 à 30 ^{mm} ont été opérées les 12 et 13 juillet 1923.

Quelques individus ont dû être réamputés, 3 ou 4 jours après l'opération, par suite du développement de moisissures sur le moignon.

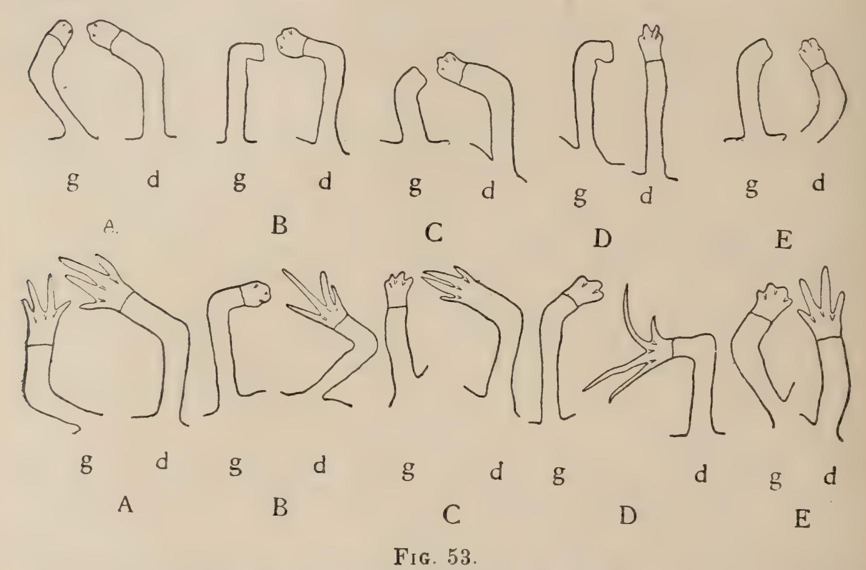


Fig. 53.

Dessins des pattes de 5 premiers individus de la série L II *a*. 1re rangée: 12 jours après l'opération; 2me rangée: 33 jours après l'opération. (Gross. lin. environ × 5,5.)

La vitesse de régénération est extraordinairement grande chez les individus de cette série. 4 à 5 jours après l'amputation, le bourgeon de régénération est déjà macroscopiquement visible du côté témoin. 5 jours plus tard, les palettes montrent des sillons, indicateurs des futurs doigts; 15 jours après l'amputation, les doigts sont individualisés; 5 jours plus tard encore, la régénération peut être considérée comme virtuellement terminée.

Les dessins des fig. 53 et 54 (rangées impaires), effectués 11 ou 12 jours après l'amputation, rendent visibles cette rapidité dans la régénération des pattes témoins. Une comparaison avec les figures du premier et du troisième chapitres de ce travail (séries A et B) montrera que ces régénérats de 10 à 12 jours correspondent à des formations de 2 mois environ, chez les Tritons adultes.

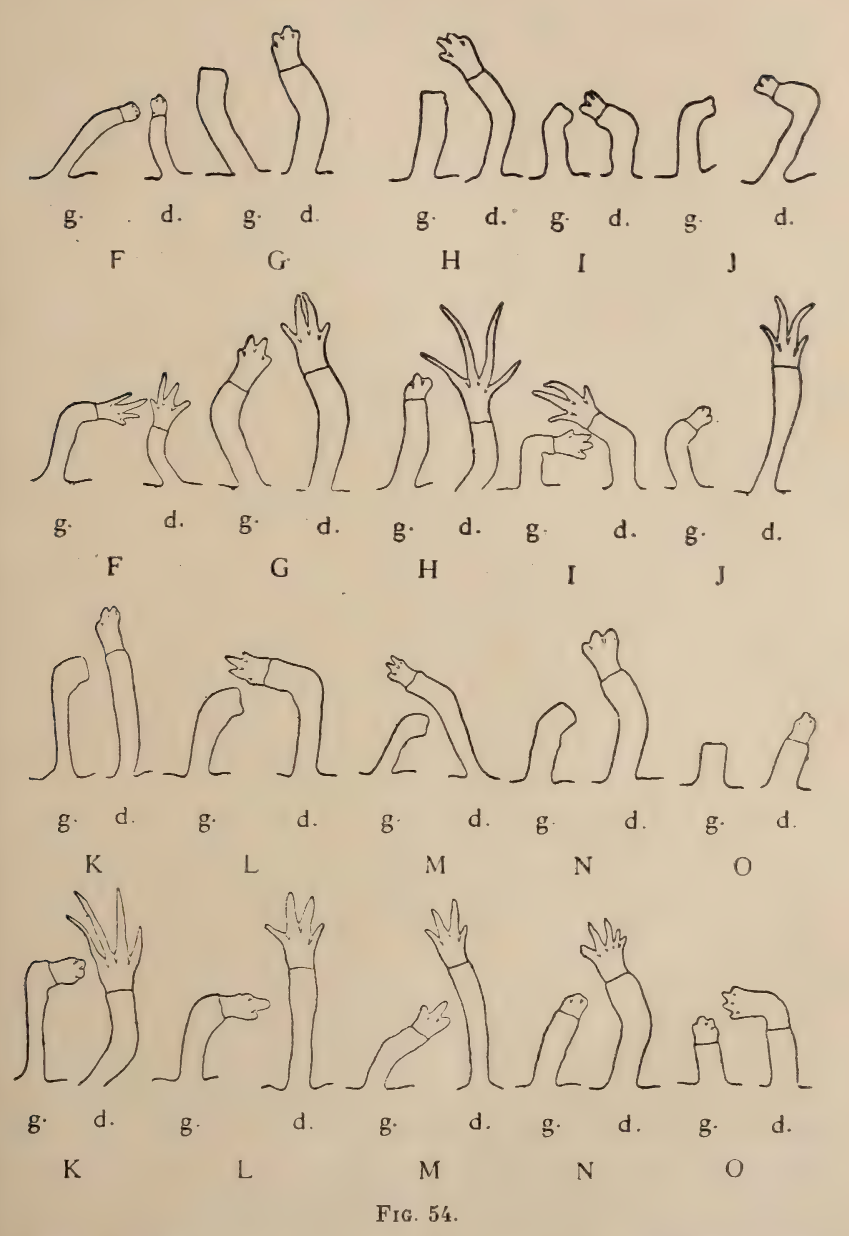


Fig. 54.

Dessins des deux pattes de 10 larves de la série L II *a*. 1re et 3me rangées: 12 jours après l'opération; 2me et 4me rangées: 33 jours après l'amputation et la suppression de l'innervation. (Gross. environ × 5,5).

Ces mêmes figures montrent aussi qu'aucune régénération, macroscopiquement visible, n'est décelable du côté opéré, les surfaces d'amputation étant en ce moment à peu près planes, contrairement à ce qui avait été observé par RUBIN sur des Axolotls de 12 à 30 cm. Dans quelques cas, si l'on y regarde de plus près, on voit bien, à la loupe, 3 ou 4 jours après l'amputation, un petit monticule blanc ressemblant à un bourgeon de régénération, mais plus tard ce monticule semble se réduire et aboutit ainsi à une surface d'amputation plane.

20 à 25 jours après l'amputation, les bourgeons de régénération apparurent également, du côté opéré, chez tous les individus. Les rangées paires des mêmes fig. 53 et 54 montrent des dessins faits 33 jours après l'amputation et d'après lesquels on voit, du côté opéré, un stade de régénération identique à celui qui s'observait, 20 jours auparavant, du côté témoin. Il y a, dans l'ensemble de ces 14 individus, un écart dans l'apparition du bourgeon de régénération allant de 20 à 25 jours.

Deux larves de *T. alpestris* eurent, cependant, un comportement aberrant. Ces individus avaient été opérés suivant la même méthode que tous les autres, mais, pendant la mise à nu du plexus, l'artère sous-clavière fut atteinte et une violente hémorragie empêcha la continuation de l'opération. Ces individus régénérèrent des deux côtés (voir fig. 53 A et fig. 54 F) avec la même vitesse, bien que la guérison de la blessure ait nécessité plus d'une semaine. Il m'a semblé utile de rapporter ces deux cas — qui sont en somme des expériences témoins — pour démontrer à nouveau l'impossibilité d'une influence sérieuse du traumatisme opératoire sur la régénération, même chez des organismes aussi délicats que le sont des larves de 23 et 25 ^{mm}.

Il résulte des 14 cas, où l'opération avait réussi, que toujours, chez les larves de Tritons de 22 à 30 ^{mm}, on observe, du côté opéré, une absence du pouvoir régénérateur pendant un minimum de 20 jours. A ce moment, les pattes témoins présentent des régénérats âgés de 15 jours au moins. L'apparition du bourgeon de régénération se faisant normalement déjà 5 jours après l'opération, l'écart dans le début manifeste du pouvoir régénérateur est de 15 à 20 jours.

Le comportement exceptionnel des deux individus ayant subi les mêmes interventions opératoires, mais sans section certaine

du plexus, démontre une fois de plus l'inexactitude de la théorie de GOLDFARB, même si l'on cherche à l'appliquer à ces très jeunes organismes.

b) *Pattes postérieures :*

4° *Série L II* p. — Ablation du plexus crural et amputations bilatérales chez 10 larves de *T. alpestris*, de 20 à 26 ^{mm}, le 31 août et le 1er septembre 1923.

5 jours après l'amputation, rien n'est encore visible des deux côtés, chez tous les individus; 3 jours après, cependant, toutes les pattes témoins présentent des bourgeons de régénération parfaitement nets. 15 jours après l'amputation, les pattes témoins sont déjà au stade « palette », avec ou sans indications des futurs doigts.

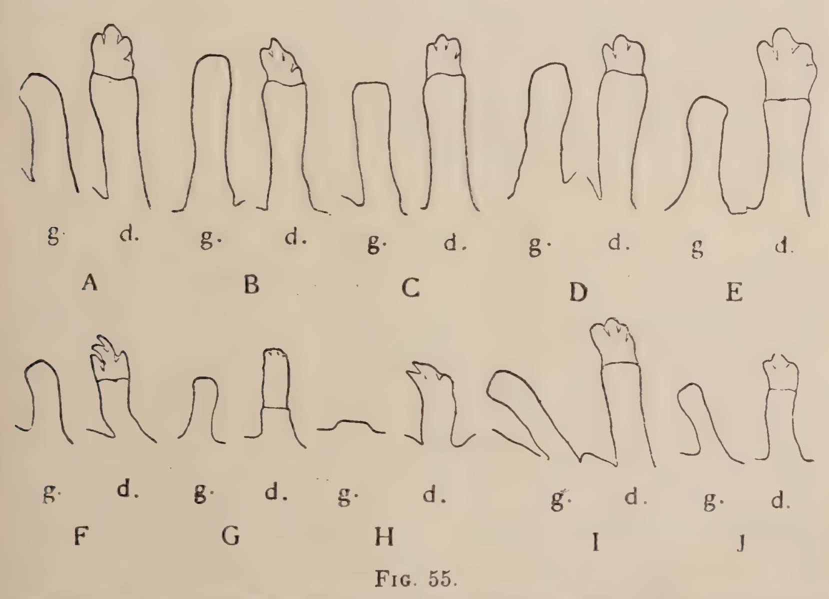


FIG. 55.

Dessins des deux pattes de toutes les larves de la série L II *p (T. alpestris)*, 23 jours après l'amputation et la suppression de l'innervation. (Gross. linéaire environ × 5,5.)

Les dessins de la fig. 55 montrent l'état comparatif des deux pattes, 23 jours après l'amputation, et il en ressort qu'aucun des individus n'est encore, en ce moment, le siège de la moindre régénération macroscopiquement décélable du côté opéré, tandis que,

du côté témoin, les doigts sont toujours très bien différenciés, parfois même parfaitement individualisés.

Un mois après l'opération, un seul individu présente, du côté opéré, un bourgeon de régénération; 5 jours plus tard, 2 autres individus montrent le même stade du même côté; encore 5 jours plus tard — 40 jours après l'amputation — 9 individus sur 10 régénèrent, le dixième n'ayant montré aucune régénération du côté opéré jusqu'à sa mort, survenue deux mois et demi après l'opération.

Il résulte de cette série que toutes les larves de Tritons de 20 à 26 mm, dont le plexus crural avait été réséqué, montrent, sans exception, une absence temporaire de régénération pendant 35 à 40 jours en moyenne, sauf pour un individu, où cette durée ne fut que de 30 jours. La régénération visible apparaissant, à cette époque, pour les pattes postérieures témoins, 8 jours après l'amputation, l'écart minimum dans l'apparition du pouvoir régénérateur est ainsi de 27 à 32 jours en moyenne, exceptionnellement de 22.

Un individu sur 10 n'a présenté aucune régénération jusqu'à sa mort (75 jours après l'amputation).

§ 4. *Conclusion.*

1° Chez les larves d'Urodèles ayant au moins 20mm, comme chez les Tritons adultes, la suppression complète de l'innervation, par section des nerfs, inhibe la régénération des pattes antérieures et postérieures (33 cas).

2° Cette inhibition de la régénération des pattes est temporaire dans l'immense majorité des cas (29 sur 33), et l'on assiste alors à la reprise d'une régénération tardive. Celle-ci débute, pour les larves des Tritons, en été, déjà 20 à 25 jours après l'amputation (pattes antérieures), en automne, 35 à 40 jours après l'amputation (pattes postérieures). Dans le cas des larves de *Salamandra maculosa*, cette reprise de la régénération s'est faite 33 à 65 jours après l'amputation, pour les pattes antérieures, et au bout de 54 jours, pour les pattes postérieures.

3° Deux cas, où il avait été infligé involontairement un traumatisme du côté opéré encore plus grave que normalement (section de l'artère, mais vraisemblablement sans destruction du plexus) et dans lesquels la régénération avait été simultanée avec celle du

côté témoin, prouvent que les retards observés ne sauraient être attribués à une simple action du traumatisme.

4º La régénération tardive des pattes opérées, débutant après que les pattes témoins ont déjà formé des régénérats avec doigts différenciés, coïncide avec le retour de la motricité et de la sensibilité.

5º La parfaite similitude des résultats observés avec ceux précédemment constatés chez les Tritons adultes montre que les larves d'Urodèles se comportent exactement comme les Tritons adultes, en ce qui concerne la relation existant entre le système nerveux et la régénération des membres.

6º La rareté relative des cas d'absence complète de régénération (4 cas seulement sur 33) ne pourra être discutée que lorsque nous aurons examiné de plus près ces mêmes faits chez les Tritons adultes.

Il ressort des résultats obtenus que le fossé maintenu entre la régénération à l'état larvaire et ce phénomène à l'état adulte est artificiel, le comportement des larves, au point de vue de leur déterminisme fonctionnel, étant identique à celui des adultes.

W. Roux avait séparé les étapes du développement des organismes en deux périodes: *a*) une période larvaire à fonctionnement cellulaire indépendant du système nerveux et *b*) une période adulte où le système nerveux règle les échanges et le fonctionnement général. Dans l'esprit de mes devanciers et d'un auteur critique récent (Anders), les larves d'Urodèles de 30^{mm} appartiendraient à la première catégorie. D'après ce qui précède, nous pouvons conclure, au contraire, que les larves d'Urodèles de 20 à 30^{mm} se trouvent déjà dans la deuxième période de différenciation fonctionnelle.

Si la théorie de W. Roux est exacte, il faudra probablement distinguer entre:

a) Une *période embryonnaire* à corrélations fonctionnelles plus lâches, où très probablement la régénération se ferait sans le concours du système nerveux;

b) Une *période larvaire* à différenciation fonctionnelle plus accusée qui correspondrait à la deuxième période de W. Roux, où la régénération serait déjà dépendante du système nerveux.

DEUXIÈME PARTIE

Discussion et vérifications.

Dans les chapitres précédents, j'ai rapporté les principaux faits constituant, par leur ensemble, un faisceau de preuves en faveur d'une action positive du système nerveux sur la régénération. Les résultats obtenus m'ont permis de vérifier cette action, tant pour les Tritons adultes que pour les larves d'Urodèles. Ces résultats semblent cadrer admirablement avec l'hypothèse d'une action directe des nerfs mixtes sur la régénération. Malgré quelques exceptions, ils sont d'une précision très suffisante, étant donné ce que l'on peut attendre généralement d'une intervention dans un phénomène biologique où, en raison de la complexité des conditions, il paraît impossible d'obtenir des effets d'une constance absolue.

Le moment est cependant venu de soumettre l'hypothèse énoncée plus haut à un contrôle serré. J'ai fait, dans ce but, soit l'examen anatomo-physiologique des individus normaux ou à comportement aberrant, soit des expériences nouvelles. C'est ici que nous rencontrerons les plus grandes difficultés d'interprétation, et nous verrons combien ce problème, simple en apparence, se révèle complexe en réalité.

CHAPITRE V.

Influence de la cicatrice sur la perte apparente du pouvoir régénérateur.

Un des faits les plus remarquables constatés au cours des expériences précédentes et sur lequel je n'ai jusqu'à présent pas insisté, est la perte définitive — au moins en apparence — du pouvoir régénérateur de certains animaux, du côté dont le plexus nerveux avait été sectionné.

Je donnerai d'abord, sous forme d'un tableau, les pourcentages de ces animaux réfractaires à la régénération, observés dans les séries A (amputations et sections nerveuses simultanées). On verra

que ce pourcentage varie: 1° avec le niveau d'amputation, 2° avec le niveau de section nerveuse, c'est-à-dire est ici encore fonction de la distance entre le niveau de section des nerfs et celui de l'amputation. Je reviendrai ultérieurement sur cette relation, voulant prendre ici en considération surtout les chiffres globaux.

Niveaux	Nombre d'animaux réfractaires	Pourcentage
ab–AB.	70 indiv. sur 121 indiv.	63,1 %
ab–GH	5 » » 57 »	8,8 %
cd–AB	35 » » 40 »	85,2 %
cd–GH	15 » » 28 »	53,2 %
Total . .	146 indiv. sur 276 indiv.	52.9 %

Il résulte de là que, pratiquement, après section du plexus et amputation simultanée, la moitié des animaux ne régénère pas, même si l'on prolonge l'observation pendant plusieurs mois après l'amputation.

Quelle peut être la cause de cette perte du pouvoir régénérateur? J'ai d'abord été conduit, par les observations réitérées de l'aspect des moignons, à penser que la peau épaisse et pigmentée, recouvrant le moignon, devait constituer un obstacle mécanique à la sortie du jeune bourgeon de régénération. Quand, en effet, il doit y avoir régénération tardive, on observe, comme je l'ai indiqué plus haut, une aire centrale à épiderme mince et peu pigmenté, limitée par un bourrelet cicatriciel plus épais. C'est cette aire particulière que le bourgeon de régénération soulève au cours de sa croissance. Quand, au contraire, la patte ne doit pas régénérer, le bourrelet cicatriciel progresse, finit par fermer complètement la surface primitive, et paraît reconstituer, par la texture de ses tissus, un obstacle infranchissable à la sortie du bourgeon.

Guidé par ces constatations, j'ai d'abord cru pouvoir incriminer cette cicatrisation avancée comme la cause essentielle de l'absence de régénération (le premier qui ait fait cette observation est G. Wolff). Les expériences ultérieures m'ont montré, cependant, que

ce rôle de la cicatrice était certain, mais qu'il ne suffisait pas à expliquer tous les cas de non régénération.

Je rapporterai d'abord les faits établissant le rôle inhibiteur de la cicatrice.

§ 1. *Série R I. Réamputation d'individus n'ayant pas régénéré après la simple section des nerfs suivant* ab.

10 *T. cristatus*, provenant de la série A I, opérés le 18 janvier 1921, et qui sont restés sans régénérer du côté opéré jusqu'au 27 septembre, c'est-à-dire pendant plus de 9 mois, sont réamputés, à cette date, des deux côtés. Pour l'amputation du moignon cicatriciel, il faut avoir soin de couper assez haut, pour sectionner dans l'os, afin de rétablir les conditions primitives de l'expérience.



Fig. 56.

Dessins de 8 pattes gauches de la série R I 30 jours après l'amputation.

Or, dans tous les 10 cas, la régénération des deux membres, le membre anciennement privé de son innervation et le membre témoin, s'est faite simultanément et s'est poursuivie avec la même vitesse: les deux pattes montrent, 1 mois après l'amputation, des grands cônes de régénération, 10 jours plus tard, les premières ébauches digitales; au bout de 2 mois, la régénération peut être considérée comme virtuellement terminée.

Dans la fig. 56, j'ai représenté 8 cas de cette série, seulement du côté gauche, et l'on remarquera l'étonnante uniformité dans le degré d'évolution de tous les régénérats de ces individus.

§ 2. *Série R II. Réamputation d'individus n'ayant pas régénéré après résection des nerfs suivant* ab–a'b' *et amputations suivant AB.*

a) *Série R II* a. — 13 *T. cristatus.* Réamputation des deux côtés le 5 octobre 1922, c'est-à-dire plus d'une année après la première opération. Ces individus proviennent tous de la série A II *a*.

Sauf pour 3 cas, la régénération semble être absolument normale des deux côtés, bien que quelquefois les pattes gauches régénèrent dans la suite avec une vitesse moindre. La fig. 57 montre l'état comparatif de la régénération des membres gauches et droits de 9 individus, 90 jours après l'amputation.

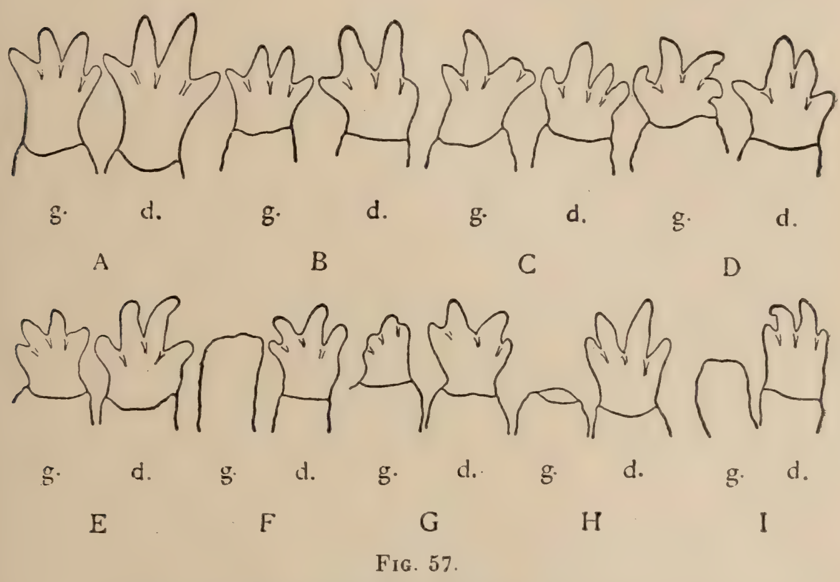


Fig. 57.

Dessins des deux pattes de 9 individus de la série R II *a*, 3 mois après la réamputation.

Parmi les 13 individus considérés, 2 ont continué à présenter une absence complète de régénération; un Triton n'a commencé à régénérer que 2 mois après la nouvelle amputation, manifestant ainsi un retard très sensible et dont nous retrouverons, dans la suite, d'autres exemples.

b) *Série R II* b. — 21 *T. alpestris*, provenant des séries A II *b*, ont été amputés les 10 premiers, le 25 novembre 1921, les 11 autres individus, le 25 mars 1922.

75 jours après l'amputation, 8 individus seulement manifestent une régénération simultanée avec le côté témoin, 2 présentent un retard d'à peu près 20 jours par rapport au côté témoin, 4 possèdent des régénérats très tardifs et qui se sont arrêtés dans leur

évolution, enfin 7 individus ne présentent aucune régénération après cette deuxième amputation. On verra (fig. 58) les aspects bizarres de certains régénérats incomplets mais qui, du reste, peuvent aussi se rencontrer du côté témoin.

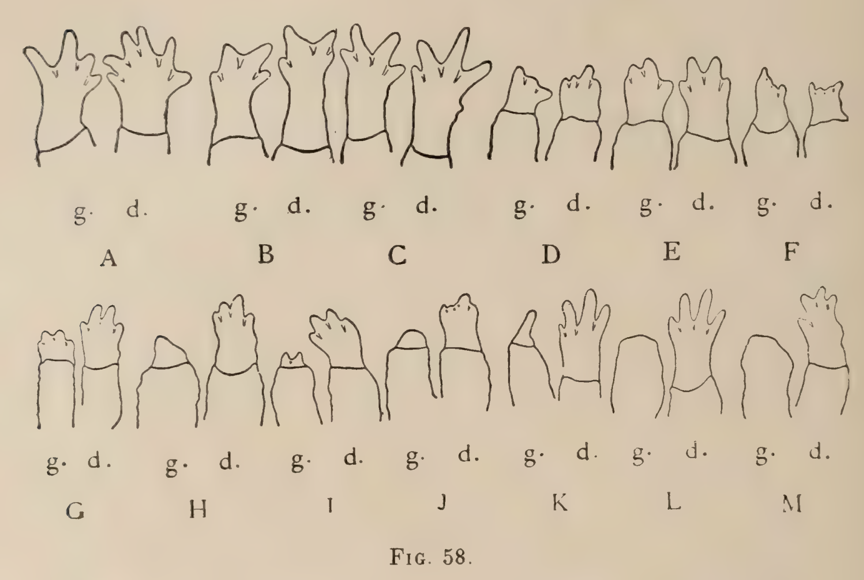


Fig. 58.

Dessins de 13 individus de la série R II *b* effectués 75 jours après la réamputation.

c) *Série R II* c. — 9 *T. palmatus*, provenant de la série A II *c*, sont réamputés le 25 novembre 1921.

On constate que 7 individus régénèrent simultanément avec le côté témoin, 2 individus par contre, n'ont présenté aucune régénération pendant plusieurs mois, du côté qui avait subi la résection du plexus brachial.

La récapitulation des résultats de ces 3 sous-séries n'est pas très aisée. Tandis que les *T. palmatus* semblent avoir un comportement très voisin de celui des *T. cristatus*, les *T. alpestris*, par contre, présentent un comportement légèrement aberrant. Toujours est-il que, parmi les 43 individus de cette série, 11 n'ont présenté à nouveau aucune régénération du côté où le moignon cicatriciel avait été supprimé, 5 présentent des retards très sensibles par rapport au

côté témoin ou forment des régénérats incapables d'évoluer normalement, 27 enfin régénèrent cette fois avec une vitesse sensiblement identique des deux côtés.

§ 3. *Série R III. Réamputation d'individus n'ayant pas régénéré après résection des nerfs suivant cd, amputations suivant AB.*

15 *T. cristatus*, provenant tous de la série A IV a_1. Réamputation des moignons cicatriciels et des pattes témoins le 20 novembre 1922 (au minimum 4 mois après la section nerveuse).

3 individus seulement commencent à régénérer simultanément des deux côtés. 5 individus ne se mettent à régénérer du côté anciennement opéré que 30 jours après que le bourgeon de régénération est devenu visible du côté témoin (55 jours après l'amputation). 1 individu ne commence à régénérer que 70 jours après l'amputation. 6 individus enfin n'ont présenté aucune régénération du côté gauche, comme lors de la première amputation. La fig. 59 montre l'état de régénération des pattes des deux côtés, dessinées le 10 février 1923, date à laquelle finit l'expérience, 80 jours après la deuxième amputation.

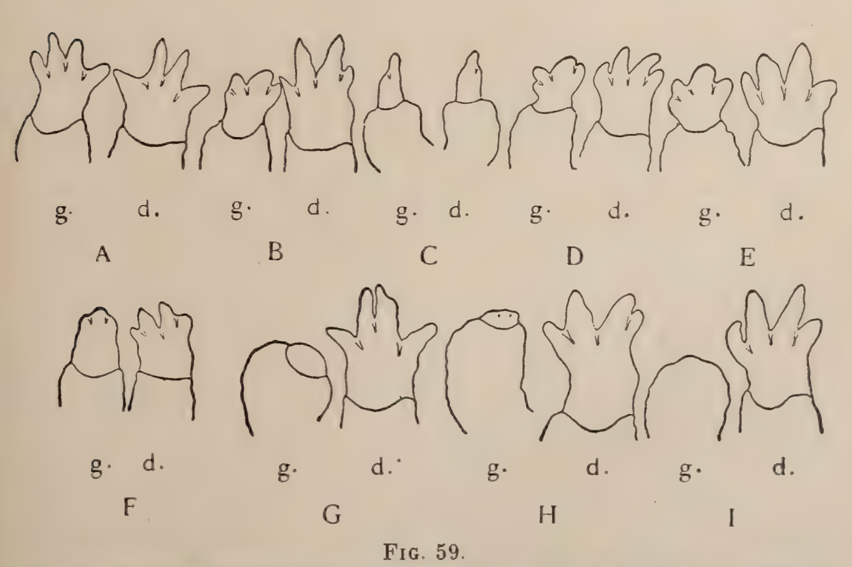


Fig. 59.
Dessins des deux pattes de 9 individus de la série R III 80 jours après la réamputation.

Récapitulation pour les séries R I à R III.

Je laisse, pour le moment, en dehors de la discussion les résultats de la série R II *b* relative aux *T. alpestris* qui ne sont pas très comparables à ceux de la série R II *a* se rapportant au *T. cristatus.* Parmi les 20 individus des séries R I et R II *a* qui avaient subi la section et la résection des nerfs suivant *ab*, deux seulement n'ont présenté aucune régénération du côté opéré lors de la réamputation, un individu a régénéré avec un retard très considérable, tandis que tous les autres individus ont virtuellement régénéré avec la même vitesse.

Il n'en est plus du tout de même pour les individus de la série R III auxquels le plexus brachial avait été réséqué tout près de son origine. Sur 15 individus, 3 seulement régénèrent normalement, 6 individus présentent des grands retards par rapport au côté témoin, 6 enfin n'ont pas régénéré à nouveau du côté anciennement privé de son innervation.

§ 4. *Série R IV. Réamputation des moignons cicatriciels des pattes postérieures après résection des nerfs suivant ab ou suivant cd.*

10 *T. cristatus*, provenant des séries A V et A VI. Abrasion du moignon cicatriciel de la patte postérieure gauche et amputation de la patte postérieure droite régénérée, le 20 avril 1923, plus de 7 mois après la première opération.

Du côté témoin, la régénération devient apparente sous forme d'un bourgeon 40 jours en moyenne après l'amputation. Du côté opéré, 5 individus régénèrent simultanément avec le côté témoin, 3 avec des retards de 1 à 2 mois, 2 pas du tout.

§ 5. *Discussion.*

On voit, d'après ces résultats, que l'hypothèse initiale d'après laquelle une cicatrisation précoce et avancée du moignon — rendue facile par suite du retard consécutif à la section nerveuse — serait la cause unique des cas de non régénération, ne se trouve pas confirmée. En effet, malgré la réamputation pratiquée sur 75 individus, ce n'est que dans 40 cas que cette opération, destinée à supprimer l'obstacle mécanique de la cicatrice, a donné des résultats

immédiats. On pourrait y ajouter les 16 individus qui ont fini par régénérer plus ou moins complètement, mais avec un retard souvent considérable[1]; par contre, les autres individus (19) ont continué à ne pas régénérer après cette amputation, ce qui montre qu'il manquait encore certaines conditions internes, nécessaires, supprimées par la section des nerfs et qui n'avaient pas été rétablies. Il n'en reste pas moins que 56 individus sur 75, qui n'avaient présenté qu'une simple cicatrisation après la première amputation, ont pu, lors de la deuxième, présenter une régénération semblable à celle de la patte témoin ou plus tardive ou incomplète. On voit ainsi que 74,6 % des individus ont pu manifester un pouvoir régénérateur que la cicatrice avait précédemment inhibé.

Lorsqu'on envisage le pourcentage des individus ayant régénéré après la première amputation, on voit que, *grosso modo*, ce chiffre représentait la moitié des cas (146 sur 276 individus). L'ablation de la cicatrice par réamputation montre que 75 %, en chiffres ronds, des individus réfractaires, peuvent maintenant régénérer, si bien qu'en définitive, abstraction faite de la cicatrice, on peut dire que le pourcentage des individus qui récupèrent tôt ou tard les conditions internes nécessaires à la régénération est de 50% + 37% = 87% et que celui des individus définitivement réfractaires est de 13 %.

L'influence de la cicatrice va encore ressortir de la comparaison du nombre des individus qui ne régénèrent pas, suivant que les amputations ont été faites en même temps que la suppression de l'innervation ou selon qu'elles ont été pratiquées, au contraire, un certain temps après cette opération.

En effet, dans le premier cas, la cicatrisation débute dès le premier jour et a, pour s'établir, tout le temps qui s'écoule entre le moment de la section nerveuse et celui de la récupération du pouvoir régénérateur. Au contraire, dans le deuxième cas, plus l'amputation est faite tardivement, c'est-à-dire plus la cicatrisation est mise en train longtemps après la section nerveuse, plus on est proche du moment où le pouvoir régénérateur va pouvoir se mani-

[1] La cause de ces retards sera examinée plus loin et paraît, jusqu'à preuve du contraire, résider dans une régénération incomplète des nerfs, ce qui rend ces cas comparables à ceux que P. Weiss et O. Schotté ont observé, après des sections partielles du plexus.

fester à nouveau. La cicatrisation aura donc, dans l'ensemble, moins de temps pour s'établir, avant qu'un bourgeon de régénération puisse apparaître.

En fait, l'examen du tableau suivant montrera que, dans tous les cas, le pourcentage des individus réfractaires est moindre, toutes choses égales d'ailleurs, après amputations retardées qu'après amputations simultanées.

Niveaux	Pourcentage dans les séries A	Pourcentage dans les séries B	Différence des pourcentages
ab–AB	63,1 %	13,3 %	49,8 %
ab–GH	8,8 %	5,8 %	3 %
cd–AB	85,2 %	46 %	39,2 %
cd–GH	53,2 %	29,4 %	23,8 %
Moyenne	52,9 %	28,5 %	24,4 %

On voit ainsi que, tandis que 52,9 % des individus ne régénèrent pas après amputation simultanée, il n'y en a que 28,5 % qui soient réfractaires à la régénération quand l'amputation — et par suite la cicatrisation — a été retardée.

On voit alors que, dans ces cas, il y a pratiquement 71,5 % des individus qui régénèrent et 28,5 % qui ne régénèrent pas. On peut penser que si l'on avait toujours amputé très tardivement et non avec des retards variables (allant de 10 à 100 jours), on aurait eu des chiffres encore plus voisins[1] de ceux de 87 % et 13 % que fournissent les expériences de réamputations, en ce qui concerne les individus réellement capables ou incapables de régénérer.

L'influence parasite de la cicatrice étant ainsi mise en évidence et pouvant être éliminée, il reste à chercher la cause pour laquelle

[1] De tels cas ont été déjà signalés. Ils se rencontrent dans des séries (B I *d*, B I *e*, B II *b* et B III *e*) où l'intervalle entre l'opération nerveuse et l'amputation était rendu égal ou supérieur au temps nécessaire pour la récupération des conditions internes de la régénération.

Sur les 58 individus de ces séries, 8 seulement ne présentèrent aucune régénération du côté opéré. Le calcul des pourcentages révèle 13,7 %, chiffre très voisin de la valeur théorique (13 %) obtenue plus haut comme moyenne.

13 % environ des individus présentent une absence durable de régénération. Bien que je ne considère pas encore la cause de cette absence comme connue avec certitude, je raisonnerai, pour plus de clarté, en admettant l'hypothèse formulée plus haut, d'après laquelle la récupération de la capacité de régénération de la patte serait liée à la régénération des nerfs eux-mêmes.

S'il en est ainsi, de même que le retard dans la régénération était fonction de la distance entre le niveau d'amputation et celui de section nerveuse, de même il doit y avoir d'autant plus de chance pour que la régénération des nerfs soit incomplète ou se heurte à des obstacles cicatriciels qu'ils ont une route plus longue à suivre depuis leur point de départ jusqu'à la surface d'amputation.

C'est précisément ce rapport que l'on observe aussi bien dans la série A que dans la série B. Je dois cependant faire ici une remarque. Les pourcentages représentent le nombre d'individus qui ne régénèrent pas après la *première amputation*, c'est-à-dire la somme de ceux où cette inhibition est due à la cicatrice et de ceux chez lesquels les conditions internes de la régénération n'ont pas été rétablies. A coup sûr, des réamputations diminueraient ces pourcentages, mais vraisemblablement d'une façon proportionnelle. Ici, les deux facteurs sont inséparables; la distance à franchir fait varier le pourcentage des nerfs qui n'atteignent pas la surface, et conséquemment le temps qu'a la cicatrice pour s'établir. Les deux ordres de phénomènes varient dans le même sens.

Pourcentage des absences de régénération.

Niveaux	Pourcentage dans séries A	Pourcentage dans séries B
ab–AB	63,1 %	13,3 %
ab–GH	8,8 %	5,8 %
cd–AB	85,2 %	46 %
cd–GH	53,2 %	29,4 %

On voit que c'est pour la distance maxima *cd*–AB que le nombre d'individus réfractaires est le plus élevé (85,2 % et 46 %) et qu'in-

versement c'est pour la distance la plus courte *ab*–GH que ce nombre (8,8 % et 5,8 %) est le plus faible. Les autres cas, correspondant aux distances intermédiaires, présentent aussi des pourcentages intermédiaires.

Il se vérifie ainsi que, aussi bien le retard dans la mise en train de la régénération chez les individus qui doivent régénérer que le nombre des individus définitivement réfractaires sont tous deux fonction de la distance entre le niveau d'amputation et celui de la section nerveuse. Ces relations se comprennent aisément si l'on admet qu'elles ont pour cause la durée ou la possibilité plus ou moins grande de reconstitution des nerfs par régénération.

On voit ainsi que toute une série de faits contribue à donner de plus en plus de vraisemblance à l'interprétation suivante : les nerfs coupés inhibent la régénération ; celle-ci peut être rétablie quand les nerfs ont pu régénérer jusqu'à la surface d'amputation, et ceci dans la mesure où cette régénération n'a pas été trop incomplète ou nulle, ou enfin ne s'est pas heurtée à des obstacles impossibles à franchir. Pour contrôler cette hypothèse, il était nécessaire de soumettre les individus à un examen physiologique (récupération de la motricité et de la sensibilité) et anatomique (constatation de la présence ou de l'absence des nerfs régénérés).

CHAPITRE VI.

Vérifications physiologiques et anatomiques.

Si l'hypothèse que j'ai formulée plus haut, d'après laquelle la reprise du pouvoir régénérateur serait fonction du rétablissement de l'innervation, tandis que l'absence durable de régénération serait liée à une perte définitive de l'innervation, est exacte, il doit être possible, soit par l'examen physiologique de l'innervation motrice et sensitive de la patte, soit par l'examen anatomique direct du plexus, de vérifier dans quelle mesure cette hypothèse est fondée.

§ 1. *Examen du comportement physiologique des membres primitivement privés de leur innervation.*

Pendant 20 jours en moyenne, toutes les pattes à innervation supprimées sont parfaitement paralysées. Elles traînent d'une façon absolument inerte au côté de l'animal et sont insensibles à la piqûre et au pincement.

Passée cette première période de paralysie absolue, on remarque, au bout d'un mois, les premiers mouvements encore très faibles de l'épaule et de l'avant-bras. Quelques jours plus tard, le bras peut être remué plus activement, mais toujours d'une façon incomplète. L'examen physiologique révèle déjà les premiers signes d'un retour de la sensibilité et de la motricité dans le zeugopode, alors que l'articulation du coude est toujours inerte et insensible. Peu à peu, environ deux mois après l'amputation, la sensibilité semble être complètement revenue, tandis que la motricité est généralement encore bien incomplète.

L'examen physiologique des pattes postérieures montre un rétablissement de la mobilité de la cuisse plus précoce dans la série A V que dans la série A VI où le niveau de section des nerfs était plus proximal. Pour juger du rétablissement complet de l'innervation, l'examen physiologique ne donne que des indications insuffisantes. On peut cependant dire que le retour à un fonctionnement normal est certainement plus rare pour les pattes postérieures que cela n'avait été le cas pour les pattes antérieures. Parmi les 30 individus de ces deux séries, aucun n'aurait pu être considéré comme normalement innervé d'après le seul examen physiologique.

Ce serait cependant une erreur de croire que le retour de la motricité et de la sensibilité coïncide exactement avec la reprise du pouvoir régénérateur. Sur ce point, je me trouve en contradiction absolue avec de nombreux chercheurs, sauf Goldfarb. Il y a des cas, relativement nombreux — environ 20 % — où les animaux qui ont présenté une motricité nulle ou très réduite, ont cependant régénéré. Dans d'autres cas — 15 % environ — la motricité et la sensibilité semblaient être revenues et les pattes (même pas complètement cicatrisées) n'ont cependant été le siège d'aucune régénération. Inversément, j'ai observé des individus qui, après 2 ans

et plus, n'avaient récupéré ni leur motricité, ni leur sensibilité et qui cependant avaient régénéré, au bout de deux mois environ après l'opération nerveuse.

Il ressort de cette courte mise au point que, contrairement à ce qui a été dit et observé par les auteurs, sauf GOLDFARB et répété récemment par P. WEISS, *il n'y a pas de rapport certain entre l'état fonctionnel des nerfs et la régénération*, cette dernière pouvant faire défaut après un rétablissement apparemment normal du fonctionnement nerveux du membre et, par contre, se faire en l'absence de ce fonctionnement.

La méthode basée sur l'examen physiologique est donc impropre à résoudre le problème.

§ 2. *Examen anatomique de l'innervation des membres dans les cas de régénération tardive et d'absence complète de régénération.*

De nombreux individus furent soumis à un examen anatomique très minutieux portant sur les plexus opérés.

Ces vérifications furent faites soit sur des individus fraîchement morts ou tués, soit sur des individus simplement anesthésiés et qui, après cette intervention d'ordre banal, pouvaient servir pour d'autres expériences.

Pour les pattes postérieures, l'examen anatomique est certainement plus difficile à réaliser que pour les pattes antérieures. Ainsi, je n'ai jamais pu statuer avec certitude sur la régénération du 4me nerf du plexus — le 19me nerf rachidien. Mais, comme ce dernier est très ténu, le doute, subsistant sur sa régénération plus ou moins complète, n'a que peu d'importance.

Voici, sous forme d'un tableau, les résultats de 135 examens anatomiques dont beaucoup ont été faits bien des mois après la première opération.

Il ne s'agit là que d'examens d'animaux effectués avant toute réamputation. Cette réserve est importante, car le nombre de Tritons n'ayant pas régénéré doit être diminué d'environ 75 %, ce dernier chiffre représentant le pourcentage des cas de non régénération attribuables à la seule action de la cicatrice.

Séries examinées	Nombre initial d'individus	Nombre d'individus contrôlés			L'état de régénération des nerfs			Coïncidences entre la régénération des nerfs et celle des membres			
		Vivants	Morts	Total	complète	incomplète	absente	Nerfs et membres	Nerfs et pas membres	Membres et pas nerfs	Ni nerfs ni membres
Série A I	21	3	8	11	11	—	—	5	6	—	—
Série A II a_1	8	1	3	4	3	1	—	2	2	—	—
» A II a_2	13	—	4	4	4	—	—	2	2	—	—
» A II a_3	6	2	4	6	4	1	1	4	1	—	—
» A II a_4	13	4	4	8	4	—	4	3	2	—	1
Série A II b_1	10	2	4	6	3	2	1	3	1	1	1
» A II b_2	11	—	5	5	3	2	—	2	3	—	—
» A II b_3	15	5	6	11	3	4	4	1	6	1	3
Série A II *c*	12	—	3	3	3	—	—	—	3	—	—
Série A III *a*	12	—	4	4	2	1	1	1	2	1	—
Série A III b_1	10	—	5	5	3	2	—	3	2	—	—
» A III b_2	17	3	6	9	4	2	3	5	—	3	1
Série A II *c*	30	3	3	6	3	2	1	4	1	1	—
Série A IV a_1	28	6	5	11	4	4	3	3	5	2	1
» A IV a_2	12	4	6	10	3	3	4	—	6	—	4
Série A IV b_1	13	—	5	5	2	1	2	2	1	1	1
» A IV b_2	15	3	7	10	4	3	3	3	2	2	3
Série A V pattes post.	16	6	4	10	7	3	—	5	5	—	—
Série A VI pattes post.	14	4	3	7	2	3	2	2	3	1	1
Total	276	46	89	135	72	34	29	50	53	14	18

Une récapitulation des données de ce tableau montre que, sur 135 individus, 72 seulement ont montré un rétablissement complet des nerfs régénérés, 34 ont présenté une régénération incomplète (une seule branche par exemple du plexus paraissant régénérée), 29 individus, enfin, n'ont révélé, après un examen très minutieux, aucune régénération apparente des nerfs.

Si nous examinons les colonnes horizontales, c'est-à-dire si nous envisageons les résultats d'après les séries d'expériences, nous remarquons tout d'abord que, dans la série A I, à simple section des nerfs, sur 11 individus examinés, tous ont fait montre d'une régénération parfaitement normale des nerfs. Ceci provient sans doute du fait que les deux bouts des nerfs sectionnés étant restés très près l'un de l'autre, les conditions les plus favorables pour la régénération des nerfs se trouvèrent ainsi réalisées.

C'est dans les séries où le plexus brachial a été réséqué que les cas de non régénération absolue des nerfs se rencontrent, mais tandis que dans les séries A II a_1, A II a_3, A II b_2, A II c, A III b_1 et A V il n'y a, sur 31 individus, aucun cas de non régénération des nerfs, que dans les séries A II a_3, A II b_1. A III a, A III b_2 et A III c on n'en observe que 7 cas sur 31 individus, on compte, sur les 19 individus des 2 séries A II a_4 et A II b_3, 8 cas d'absence complète de régénération des nerfs. Il en est de même si l'on envisage les résultats de l'examen anatomique des séries A IV a_1, A IV a_2, A IV b_1, A IV b_2 et A VI où, sur 43 individus examinés, 14 n'avaient présenté aucune trace de régénération des nerfs.

Là encore, ces irrégularités peuvent s'expliquer par les données mêmes des interventions opératoires. Si nous faisons abstraction de la série A III b_2 dans laquelle rien, en apparence, ne justifie la très forte proportion de 3 cas sur 8, tous les autres cas peuvent recevoir une explication satisfaisante.

On se rappelle, en effet, que dans les 2 sous-séries A II a_4 et A II b_3 je ne m'étais pas contenté de réséquer suivant ab–$a'b'$ les nerfs du plexus, mais que j'avais saisi les bouts proximaux des nerfs encore attachés à la colonne vertébrale et les avais extirpés par arrachement. Or, on sait qu'après arrachement les nerfs régénèrent beaucoup plus difficilement qu'après simple section. J'ajouterai que, lors de cet arrachement, j'ai pu constater bien des fois que les nerfs avaient été réellement extirpés jusqu'aux racines, ce qui

rend l'absence fréquente de régénération des nerfs plus compréhensible.

Les raisons de la fréquence des cas de non régénération après section des nerfs suivant *cd*, c'est-à-dire tout près des racines, sont un peu différentes. Là, l'obstacle à la régénération des nerfs doit être cherché, non plus dans l'état même du nerf, puisque dans ces opérations (séries A IV et A VI), les nerfs avaient été sectionnés au ciseau, mais très probablement dans l'établissement d'un tissu cicatriciel s'opposant à une régénération normale des nerfs. L'intervention nécessaire, pour sectionner ces nerfs si près de la colonne vertébrale, est en effet, assez grave et nécessite, comme cela a été dit plus haut, la section des côtes et des apophyses transverses des vertèbres. Lorsque les lèvres épaisses de cette plaie très profonde sont recousues, il est probable que ces parties osseuses et les lambeaux musculaires viennent se placer directement devant les troncs nerveux sectionnés, réalisant ainsi un obstacle mécanique difficile à franchir.

§ 3. *Relations existant entre la régénération des nerfs constatée par un examen anatomique et la régénération tardive des membres.*

L'examen de la dernière grande colonne verticale du tableau de la page 147 permet de faire d'emblée quelques constatations:

1° Dans 68 cas sur 135, il y a coïncidence entre les résultats de l'examen anatomique et ceux obtenus par l'expérimentation;

a) Dans 50 cas, il y a à la fois récupération tardive du pouvoir régénérateur et reconstitution de l'innervation;

b) Dans 18 cas, les nerfs n'avaient pas été régénérés et, corrélativement, la régénération ne s'est pas produite.

2° Par contre, il y a discordance dans 67 cas sur 135, soit dans la moitié des cas:

a) Dans 53 cas, bien que les nerfs aient été reconstitués, la régénération ne s'est pas produite. Toutefois, il ne faut pas perdre de vue que ces résultats représentent la suite d'une première et unique amputation et que, comme nous l'avons vu au chapitre V, il faut attribuer environ 75 % de ces cas de non-régénération à l'influence de la cicatrice. Il ne resterait, théoriquement parlant, que 13 cas, dans lesquels l'absence de régénération doit être due à d'autres causes. D'ailleurs, ceux parmi les animaux examinés qui

étaient encore vivants et qui ont subi une simple revision opératoire ont été, comme on le verra plus loin, soumis, après ces constatations anatomiques, à de nouvelles réamputations. Celles-ci ont confirmé que l'absence de régénération dépend, dans un certain nombre de cas, de la cicatrice, mais que cette explication n'est pas toujours satisfaisante.

b) Dans 14 cas, il y a eu régénération des pattes alors que l'examen anatomique n'avait pas révélé une reconstitution des nerfs. Ces derniers cas sont indiscutablement en opposition avec l'hypothèse formulée, d'après laquelle, ce serait le rétablissement des nerfs qui permettrait la récupération du pouvoir régénérateur. Toutefois, on pourrait invoquer, pour expliquer cette divergence, soit l'action d'une innervation collatérale, soit la régénération de fibres — principalement de fibres sympathiques — sous une forme qui échapperait au simple examen anatomique. Goldfarb est le seul auteur qui ait observé des cas semblables et ce sont des exceptions de ce genre qui ont fait adopter à ce savant une attitude si résolue de négation. Parmi les auteurs actuels, ni P. Weiss, ni Piera Locatelli n'ont fait d'examens anatomiques; ils ne se sont donc pas heurtés aux mêmes difficultés avant de conclure à une action certaine des nerfs sur la régénération des membres de Tritons.

Ces premières constatations ne peuvent manquer de donner une impression d'incohérence et d'incertitude qui semblerait confirmer la manière de voir de Goldfarb, d'après lequel « il n'existe pas de rapport immédiat entre la régénération et l'innervation inadéquate». Il faut considérer, cependant, qu'il s'agit ici d'un premier examen fait, au hasard, sur des animaux qui, après la première opération, avaient ou n'avaient pas présenté de régénération tardive. Les expériences relatées au chapitre V nous ont révélé que la perte du pouvoir régénérateur, après une première amputation, ne devenait définitive que dans 25 % de ces cas (13 % des cas globaux).

Il était dès lors tout indiqué de faire une autre série d'examens anatomiques sur des animaux qui avaient été soumis à la réamputation, que ceux-ci aient alors régénéré leur patte d'une façon normale ou tardive, ou que cette régénération ait fait défaut. Si l'hypothèse qui guide ce travail est exacte, le nombre de coïncidences entre l'état des nerfs et la présence ou l'absence de la régénération doit être plus grand qu'en ce qui concerne les examens faits avant toute réamputation.

§ 4. *Examen anatomique effectué sur des animaux après une deuxième amputation.*

Ces vérifications ont porté sur 38 animaux, dont 10 avaient régénéré normalement lors de la réamputation, dont 13 avaient présenté une régénération tardive et dont 15 enfin n'avaient pas régénéré à nouveau lors de la nouvelle amputation.

a) *Examen d'individus ayant régénéré normalement.*

J'ai examiné 10 individus pris au hasard parmi les séries R I à III qui avaient présenté une régénération simultanée avec les côtés témoins. Le résultat de l'examen anatomique montre qu'à quelques détails près on peut considérer que les nerfs de ces animaux avaient normalement régénéré.

b) *Examen d'animaux ayant régénéré tardivement.*

Ce sont également des animaux des séries R:

1° Un des individus de la série R II *a* (N° 533) montre une régénération partielle du plexus; le IVme nerf spinal étant seul régénéré, à l'exclusion des deux autres;

2° Chez six individus de la série R III (N° 566, 569, 570, 573, 575 et 579) la régénération des nerfs paraît normale dans deux cas, la reconstitution du plexus n'est que partielle chez les quatre autres.

3° Six *T. alpestris* de la série R II *b* (N° 535, 536, 545, 548, 551 et 554). Deux des individus présentent une régénération des nerfs en apparence normale; deux individus ont montré une régénération partielle portant sur un seul nerf, et deux une régénération complète, mais faible, de toutes les branches du plexus.

En résumé, sur 13 individus, la régénération tardive, après une première réamputation, a coïncidé, dans sept cas, avec une régénération partielle du plexus ; dans deux cas, avec une régénération complète, mais faible, et dans quatre cas avec une régénération complète, paraissant normale.

c) *Examen anatomique d'animaux n'ayant pas régénéré.*

Les examens ont porté sur:

1° 2 individus de la série R. II*a* (N° 525 et 534). Le N° 525 présente une absence complète de régénération des nerfs, le N° 534 une

régénération partielle du plexus, en ce sens que la Ire branche du plexus est présente, tandis que les 2 autres nerfs, IV et V, sont à peine indiqués.

2° 6 animaux de la série R III (N° 565, 567, 562, 567, 572 et 574). Le N° 567 présente une régénération en apparence normale de tous les nerfs. Les N°s 562 et 572 ne possèdent qu'une régénération partielle (une seule branche du plexus sur trois), le N° 565 offre une régénération partielle et faible portant sur 2 nerfs du plexus seulement, enfin les N°s 574 et 567 n'offrent aucune trace de régénération nerveuse.

3° 7 *T. alpestris* de la série R II*b* (N° 537, 540, 542, 546, 549, 550 et 552). Trois individus ne présentent aucune régénération des nerfs; un montre une régénération de toutes les branches du plexus, mais celles-ci sont grêles et faiblement développées; chez les trois autres la régénération est partielle, portant sur une seule branche du plexus.

En somme, sur les 15 individus examinés, et qui lors de la réamputation n'avaient à nouveau pas régénéré, 6 ne montrent aucun nerf régénéré, 7 n'offrent que la régénération partielle d'une ou parfois de deux branches du plexus, 1 a régénéré les trois branches, mais celles-ci sont grêles et n'ont pas le volume normal. Il ne reste qu'un seul cas, dans lequel la régénération du plexus est en apparence complète et normale.

Il résulte de l'examen anatomique effectué sur des animaux, après une première réamputation, que les prévisions émises tout à l'heure ont été en partie vérifiées : le nombre de concordances a considérablement augmenté, celui des discordances entre l'état des nerfs et la régénération des membres a diminué dans les mêmes proportions.

En effet :

a) sur 10 animaux qui, lors de la réamputation, avaient régénéré simultanément avec le côté témoin, l'état somme toute normal des nerfs régénérés est en accord avec les prévisions (10 coïncidences).

b) sur 13 individus qui, lors de la réamputation, avaient régénéré avec retard par rapport aux côtés témoins, les constatations anatomiques aboutissent à 9 concordances et à 4 discordances. J'appelle ici concordances des cas où l'examen anatomique revèle une inervation partiellement rétablie concurremment avec

une régénération tardive des membres, des retards semblables ayant été observés, lors des suppressions partielles de l'innervation, par P. WEISS et par O. SCHOTTÉ.

c) Sur 15 individus qui, lors de la réamputation, n'avaient à nouveau pas régénéré, on enregistre 6 concordances absolues (absence des nerfs, absence des membres), 8 concordances partielles[1] (nerfs partiellement rétablis, absence de membres régénérés) et enfin une discordance (présence des nerfs, absence de membres).

En résumé, sur 38 individus examinés après une première réamputation, le nombre de discordances n'est plus que de 13,2% (5 discordances sur 38) alors que le pourcentage en était de 50%, lorsque les examens étaient faits préalablement à toute réamputation.

Si, ainsi, le nombre des discordances s'abaisse sensiblement, on n'en est pas moins frappé par les exceptions et l'on serait facilement porté à croire que la méthode anatomique est impropre à résoudre le problème posé. Comme lors de l'examen physiologique, on se heurte ici aussi à des cas exceptionnels et paradoxaux qui ne cadrent pas avec la théorie.

D'autres expériences et d'autres vérifications s'imposent.

CHAPITRE VII.

Analyse, par réamputations, des cas exceptionnels.

Dans le chapitre V, j'ai rapporté les effets consécutifs à la réamputation des moignons cicatriciels d'individus dont l'état de régénération des nerfs du plexus était inconnu. Dans les séries qui suivent, il s'agit au contraire d'individus ayant été préalablement examinés.

Suivant l'état de régénération des nerfs du plexus ou selon qu'il s'agissait des pattes antérieures ou postérieures, j'ai réparti les 27 individus dont il est question dans ce chapitre en 3 séries.

[1] Ces concordances peuvent également s'expliquer par des cas expérimentalement obtenus par O. SCHOTTÉ et signalés dans une note précédente (1923) où, après l'ablation partielle du plexus j'ai observé un certain nombre d'absences de régénération.

§ 1. *Série R V I. Réamputation d'individus n'ayant pas régénéré et dont l'examen anatomique révèle la présence de tous les nerfs du plexus.*

10 *T. cristatus* ou *T. alpestris*, choisis dans les différentes séries A, dont les pattes antérieures gauches n'avaient présenté aucune régénération, et dont l'examen anatomique avait montré la régénération en apparence complète du plexus, sont réamputés quelques jours après l'examen, le 8 juillet 1922.

Un seul des individus ne présente aucune régénération de sa patte, celle-ci étant à nouveau entièrement pigmentée et cicatrisée; 1 individu régénère avec un retard d'un mois par rapport au côté témoin; les 8 autres, par contre, régénèrent simultanément avec le côté témoin.

Ainsi, sur 10 individus n'ayant pas régénéré une première fois malgré le rétablissement des nerfs, la réamputation montre que 9 cas étaient attribuables au seul obstacle cicatriciel et qu'il n'y a qu'un seul individu qui soit réellement réfractaire à la régénération.

§ 2. *Série R V II. Réamputation d'individus n'ayant pas régénéré et dont l'examen anatomique révèle que l'innervation est partiellement rétablie.*

8 individus (*T. cristatus* ou *T. alpestris*), choisis dans les mêmes conditions que précédemment, mais dont l'examen anatomique a révélé que le plexus était partiellement rétabli, sont réamputés des deux côtés, le 10 juillet 1922.

Ils ont présenté, dans leur comportement, des différences individuelles notables: 3 ont régénéré simultanément avec le côté témoin; 2 ont commencé à régénérer après un retard de 5 mois; 1 après un retard de 65 jours; les 2 derniers individus se sont cicatrisés très rapidement et définitivement.

Abstraction faite des retards, il ne reste donc plus que 2 réfractaires sur 8 individus ayant le plexus partiellement régénéré.

§ 3. *Série R V III. Réamputation des moignons cicatriciels des pattes postérieures après examen anatomique.*

9 *T. cristatus* des séries V et VI qui n'avaient pas régénéré, lors de la première opération, ont été réamputés 5 à 10 jours après l'examen anatomique, le 30 avril 1923.

Les résultats de l'examen ainsi que ceux de la réamputation sont groupés sous forme d'un tableau.

N°	Etat des nerfs du plexus crural				Régénération des pattes opérées		
	I	II	III	IV	normale	retardée de	absente
608	+	+	0	?	—	40 jours	—
609	+	+	+	?	normale	—	—
610	0	+	+	?	normale	—	—
611	+	+	+	+	—	20 jours	—
612	0	0	+	?	normale	—	—
613	+	+	0	?	—	—	absente
614	0	0	+	?	—	50 jours	—
615	0	+	+	+	—	20 jours	—
616	+	+	0	?	—	—	absente

On voit que, sur 9 individus ayant présenté des régénérations plus ou moins complètes de leurs nerfs, 3 ont régénéré simultanément par rapport aux côtés témoins, 4 avec des retards variables de 20 à 50 jours, 2 enfin n'ont présenté aucune régénération du côté opéré qui, cependant avait montré la présence des deux premiers nerfs du plexus.

Résumé. On voit en somme que, sur 10 cas n'ayant pas régénéré malgré reconstitution complète du plexus brachial, un seul s'est montré de nouveau réfractaire à la régénération à la suite d'une nouvelle amputation.

Sur 8 animaux ayant régénéré partiellement le plexus brachial, 2 seulement ont continué, pour la deuxième fois, à ne pas régénérer leurs pattes.

De même, sur 9 animaux, ayant régénéré plus ou moins partiellement leur plexus crural, il n'y en a que 2 qui aient à nouveau présenté une absence de régénération.

Ces expériences qui n'ont porté que sur une partie (27 sur 53) des cas soumis à la révision opératoire, les autres étant morts, montrent que le nombre des discordances se trouve être considérablement diminué par les résultats d'une nouvelle amputation. Celle-ci peut intervenir soit en supprimant l'obstacle mécanique de la cicatrice, soit en réalisant à nouveau les conditions nécessaires pour qu'une régénération se produise chez les animaux qui n'ont pu régénérer que très tardivement leurs nerfs.

Sur ces 27 cas, il reste en somme 4 cas exceptionnels d'absence de régénération, malgré la reconstitution complète ou partielle du plexus. Il est intéressant de comparer cette diminution des discordances avec ce que nous avons obtenu à la fin du chapitre précédent, lors de l'examen anatomique d'individus ayant déjà subi la première réamputation (5 discordances sur 38).

On voit que, dans les deux cas, la réamputation agit en diminuant le nombre des cas exceptionnels.

En ce qui concerne les 9 cas de non régénération de la patte (4 + 5), malgré reconstitution des nerfs, ceux-ci ne me paraissent pas être en opposition irréductible avec mon hypothèse de travail. Il a été, en effet, fréquemment constaté, à la suite d'interventions diverses, n'ayant aucun rapport avec le système nerveux, des cas d'absence définitive de régénération chez le Triton. Il faut songer que la suppression, souvent prolongée, de l'innervation, a pu entraîner des dégénérescences des tissus, qui ne sont plus dans un état adéquat à la néo-formation des membres et l'on conçoit que l'arrivée de nouveaux nerfs ne soit plus suffisante pour provoquer la régénération aux dépens des tissus dégénérés. Il y aura toujours, dans des expériences de ce genre, un certain pourcentage de cas exceptionnels dont la cause pourra être recherchée, mais n'est actuellement pas connue.

§ 4. *Animaux n'ayant pas régénéré, amputés pour la 3me fois.*

Il s'agit d'animaux provenant des séries R (I à III) n'ayant pas régénéré une première et une deuxième fois. Ces animaux furent à nouveau réamputés après examen anatomique; la réamputation était fréquemment effectuée deux ans après la résection primitive des nerfs.

1° *Troisième amputation d'animaux dont tous les nerfs du plexus sont présents* (deux individus).

Les animaux 567 (série III R) et 546 (série R II b) sont dans les conditions requises pour cette expérience. Le N° 567 qui, lors de la première réamputation, n'avait fait montre d'aucune régénération, régénère maintenant avec une vitesse un peu moins grande que du côté témoin, mais le N° 546 continue à ne pas régénérer.

2° *Troisième amputation d'animaux dont l'innervation est partiellement rétablie* (trois individus).

N°s 534 (série II Ra), 562 et 572 (série III R). Le N° 534 qui, lors de la première amputation, n'avait pas régénéré, régénère maintenant avec un retard de 30 jours, tandis que les individus 562 et 572 continuent à ne pas régénérer pendant des mois.

En résumé, sur cinq animaux n'ayant pas régénéré deux fois de suite, deux régénèrent à la troisième amputation (2me réamputation).

3° *Troisième amputation d'animaux n'ayant pas régénéré une première fois et ayant régénéré tardivement lors de la première réamputation.*

a) Animaux ayant révélé une innervation complètement rétablie (4 individus): N°s 569, 573 (série III R), 541 et 543 (II R b).

Après la 3me amputation, ces quatre individus régénèrent maintenant à nouveau, mais avec le même retard que lors de la deuxième amputation.

b) Animaux ayant révélé une innervation partiellement rétablie (5 individus). N° 533 (série II Ra), 566, 570, 575 et 579 (série III R). Après cette réamputation, tous régénèrent avec le même retard que précédemment, sauf le N° 566, pour lequel ce retard se trouve diminué.

On voit ainsi que la régénération tardive reste une caractéristique de ces animaux, sans que l'on puisse savoir avec certitude si elle est liée à quelque anomalie dans la reconstitution des nerfs.

§ 5. *Conclusion.*

L'examen anatomique effectué sur des individus des séries A, avant une première réamputation, a montré 50 % de discordances,

soit : *a*) 53 cas sur 135, où l'on notait la régénération des nerfs sans régénération des membres ; *b*) 14 cas sur 135, où l'on notait la régénération des membres sans régénération des nerfs.

Les expériences de réamputation (première réamputation) ont montré que sur les animaux réfractaires (non examinés au point de vue anatomique), 75 % régénèrent après ablation de la cicatrice, si bien qu'il ne reste plus que 25 % d'animaux réfractaires.

Lorsqu'on pratique l'examen anatomique sur des animaux n'ayant pas régénéré après une réamputation, on constate que le nombre des cas exceptionnels (régénération des nerfs sans régénération de la patte) n'est que de 5 sur 38, soit 13,2 %, ce qui confirme l'approximation calculée plus haut, en ce qui concerne le pourcentage d'individus définitivement réfractaires à la régénération, l'action de la cicatrice étant expérimentalement déterminée.

Enfin, après une deuxième réamputation, on trouve que sur 11 animaux deux fois réfractaires, quatre deviennent à la deuxième réamputation (troisième amputation) capables de régénération.

Encore faut-il tenir compte des régénérations partielles des nerfs qui peuvent, pour un niveau d'amputation donné, équivaloir à une absence de nerfs dans cette zone. Il ne m'est pas possible actuellement d'apporter sur ce point plus de précision, me réservant d'analyser la relation entre les différentes branches du plexus et le niveau d'amputation dans un travail spécial consacré à des ablations volontairement partielles du plexus.

CHAPITRE VIII.

Les Tritons sans nerfs qui régénèrent.

Si l'absence de régénération de la patte, malgré un rétablissement complet ou partiel de l'innervation, constitue une exception difficile à expliquer, l'apparition de la régénération chez des Tritons n'ayant pas reconstitué leur plexus est encore plus paradoxale.

Sans doute, toute une série de faits montrent la coïncidence, dans de nombreux cas, entre l'absence des nerfs et l'absence de la régénération de la patte. Pour la vérifier, j'ai réamputé jusqu'à cinq fois 10 individus qui n'avaient régénéré ni nerfs, ni membres.

Malgré ces réamputations, qui ont été faites deux et trois ans après la section des nerfs, les animaux ont tous continué à se révéler définitivement réfractaires à la régénération. Par contre, le moment est venu de récapituler les cas contradictoires dans lequels la régénération apparaît, malgré l'absence de nerfs.

En effet, l'examen anatomique de 135 cas a montré que, chez 14 individus, la régénération de la patte s'était effectuée, malgré l'absence de reconstitution visible des nerfs du plexus. A ces individus viennent s'ajouter d'autres provenant de séries de réamputations du moignon cicatriciel après examen anatomique préalable.

Deux séries ont été examinées à cet effet.

§ 1. *Série R V IV. Réamputation de moignons cicatriciels après constatation de l'absence complète de régénération des nerfs.*

Sept individus, choisis dans les mêmes conditions que les individus des séries R V I à R V III, ont été réamputés le 10 août 1922, quelques jours après la guérison de la plaie nécessitée par la revision opératoire.

Un des individus a présenté une régénération un peu tardive (un mois environ par rapport au côté témoin), mais normale. Les six autres individus se sont cicatrisés définitivement 30 à 40 jours après l'amputation et n'ont été le siège d'aucune régénération.

L'individu ayant régénéré, en l'absence de toute innervation, a été sacrifié et soumis à un examen anatomique extrêmement minutieux. Ce dernier examen n'a cependant pas eu plus de succès que le précédent, aucune trace d'innervation n'ayant pu être découverte.

§ 2. *Série R R V. Deuxième réamputation après constatation de l'absence de régénération des nerfs.*

Il s'agit de six individus sans nerfs régénérés qui, lors d'une première réamputation, se sont révélés réfractaires à toute poussée régénérative. Ce sont les N°s 525 (série R II *a*), 567 (série R III), 574 (série R III), puis les N°s 538, 544, 547 et 553 de la série R II *b*.

Parmi ces six individus, quatre se sont cicatrisés très rapidement et définitivement; deux individus, par contre, les N°s 538 et 547, ont régénéré du côté opéré avec un léger retard d'un mois environ par rapport au côté témoin. Comme l'individu précédent,

ces deux Tritons ont été également sacrifiés et soumis à un examen anatomique très complet, mais sans succès.

En définitive, aux 14 individus qui, lors de l'examen anatomique, ont montré une régénération de la patte gauche, bien que l'examen anatomique ait conclu à une absence complète de toute innervation, il convient d'ajouter trois nouveaux cas exceptionnels.

Au chapitre VI, j'avais signalé 135 vérifications anatomiques; à ces vérifications, il s'en ajoute maintenant des nouvelles (en tout 207).

§ 3. *Le cas des* 17 *exceptions.*

Sur ces 207 vérifications anatomiques, j'ai obtenu 17 cas qui ne correspondent pas du tout aux prévisions de l'hypothèse formulée plus haut et qui constituent ainsi des exceptions très embarrassantes.

Ce n'est qu'après avoir donné une explication satisfaisante de ces cas exceptionnels, que l'action du système nerveux sur la régénération pourrait être considérée comme définitivement démontré.

On peut faire deux hypothèses:

1° *L'innervation collatérale* provenant des nerfs rachidiens voisins du plexus brachial permet la régénération du membre amputé.

2° L'examen anatomique ne permet de constater que la régénération des fibres nerveuses sensitives et motrices, myélinisées; les fibres sympathiques, sans myéline, n'étant pas visibles à un examen anatomique ordinaire, jouent peut-être un rôle fondamental.

Les expériences qui suivent doivent résoudre le problème, ainsi posé dans un sens ou dans l'autre.

§ 4. *Rôle des nerfs collatéraux dans la régénération tardive des membres primitivement privés de leur innervation normale.*

Le problème de l'innervation collatérale peut être abordé de trois façons différentes.

a) En rétablissant, par section du plexus régénéré, les conditions primitives de l'expérience, sans toucher aux nerfs collatéraux.

b) En établissant, par voie opératoire, quel sera le comportement du membre, une première fois régénéré, après la suppression des nerfs collatéraux.

c) En supprimant les nerfs collatéraux dans les cas où le plexus brachial n'est pas régénéré, mais où la régénération des membres est normale.

a) *Série N C I. Résection des nerfs régénérés du plexus avec conservation de l'innervation collatérale.*

12 *T. alpestris*, à membres gauches régénérés, pris au hasard parmi les individus des séries A II à A IV, dont l'examen anatomique avait montré une régénération du plexus, subissent la résection de ce dernier, tandis que les nerfs collatéraux sont laissés intacts. La fig. 60, un peu schématisée, rend compte des conditions opératoires de cette série.

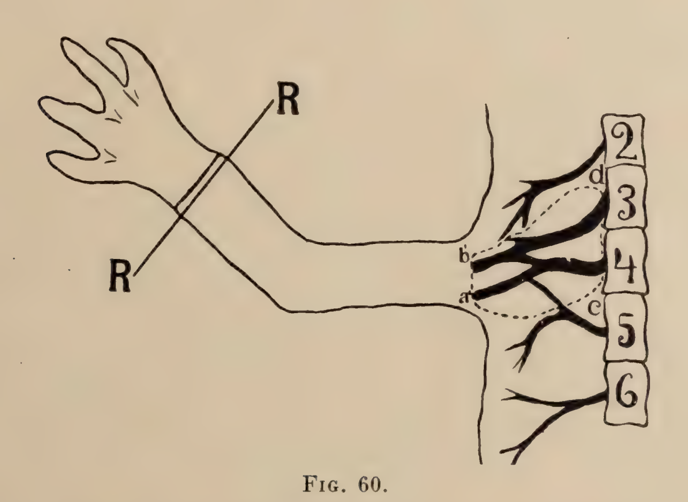


Fig. 60.

Schéma des données opératoires de la série N C I. *a' b' cd* = région d'extraction du plexus brachial régénéré. R R = niveau de réamputation des pattes régénérées.

L'opération revient donc à rétablir les conditions primitives de l'expérience, avec cette différence qu'entre temps les nerfs collatéraux, si l'hypothèse formulée plus haut est exacte, auraient pu, à défaut de l'innervation normale, fournir à la patte une innervation nouvelle, suffisante pour permettre la régénération de cette dernière.

Les résultats obtenus ont été très concluants: aucun des 12

individus opérés n'a présenté trace de régénération du membre gauche pendant un temps très long.

Cette expérience mérite d'être mise en évidence; elle est, en effet, une expérience cruciale démontrant l'action des nerfs sur la régénération. Après une première ablation du plexus, la régénération fait défaut, pendant un certain temps tout au moins. Pendant ce temps, le plexus se reconstitue par régénération des nerfs, et le pouvoir régénérateur de la patte réapparaît. On supprime une deuxième fois le plexus, et le pouvoir régénérateur fait à nouveau défaut. Il est difficile, semble-t-il, de mettre mieux en évidence un rapport de causalité entre la régénération du membre et son innervation.

b) *Série N C II. Résection des nerfs collatéraux, le plexus brachial régénéré étant conservé.*

16 *T. cristatus*, pris au hasard parmi les individus des séries A I à IV et dont les membres gauches avaient régénéré, après la première ou la deuxième amputation.

La méthode opératoire est un peu plus compliquée que normalement. Une incision le long de la colonne vertébrale découvre les 5 vertèbres dont sortent les 5 paires (II à VI) de nerfs rachidiens. Après la mise à nu de chaque nerf, par section des côtes et des apophyses transverses des vertèbres correspondantes, on découvre toute la région du plexus brachial et des nerfs rachidiens II et VI (méthode opératoire B). Avec la branche caudale du nerf V, qui ne prend pas part à la formation du plexus, les nerfs II et VI constituent les seuls éléments susceptibles d'entrer en ligne de compte comme fournissant peut-être des nerfs à la patte. Suivant la méthode que j'ai utilisée, les nerfs II et VI sont d'abord sectionnés suivant le niveau *cd*, la branche caudale du nerf V suivant *ab*, puis les bouts distaux de ces trois nerfs, séparés de leur origine, sont encore réséqués quelques millimètres plus bas (fig. 61). Il va sans dire que l'opération doit être effectuée dans des conditions aseptiques.

L'amputation des deux pattes est pratiquée simultanément avec l'opération nerveuse, les 13 à 15 août 1923.

Les résultats de cette expérience montrent que l'innervation collatérale ne peut intervenir comme facteur de régénération des

pattes opérées, ayant récupéré plus ou moins tardivement leur pouvoir régénérateur. Sur 16 individus opérés, 3 seulement régénèrent avec une vitesse moindre du côté régénéré que du côté témoin (écarts de 20 à 30 jours seulement), tous les autres individus

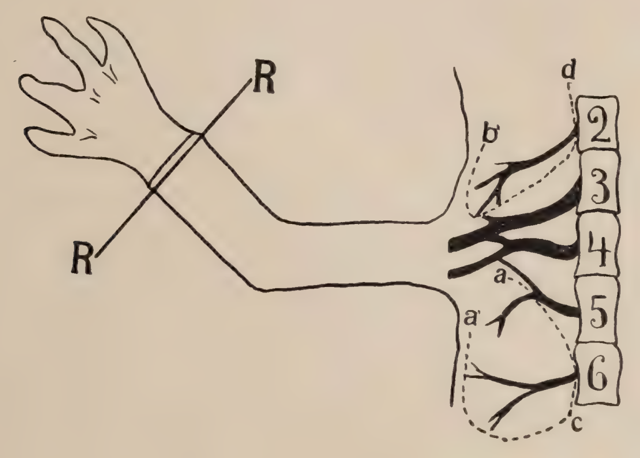


Fig. 61.

Schéma des données opératoires de la série N C II. *aca'* = région d'extraction des nerfs collatéraux situés en arrière du plexus brachial régénéré; *b'd* = région d'extraction des nerfs collatéraux situés en avant du plexus brachial régénéré. R R = niveau de réamputation.

régénérant du côté gauche aussi rapidement et complètement que du côté témoin.

Il résulte de cette expérience que la suppression de l'innervation collatérale[1] n'exerce pratiquement aucune influence sur la récupération du pouvoir régénérateur.

c) *Série N C III. Résection des nerfs collatéraux dans les cas à plexus brachial absent et à régénération normale des membres.*

Dans les cas où le plexus brachial fait défaut et où les membres ont quand même régénéré (les 17 cas exceptionnels), on pourrait

[1] Il serait peut-être prudent de faire une réserve et d'ajouter que ceci n'est démontré que pour le niveau d'amputation utilisé dans cette expérience. Les individus opérés de cette façon provenant exclusivement des séries à amputations dans le zeugopode (niveau d'amputations A B et C D), il ne serait pas impossible que lors d'amputations plus proximales, dans le stylopode, l'innervation collatérale exerçât, au contraire, une action décisive.

penser à une action vicariante des nerfs collatéraux. Si la suppression de l'innervation collatérale supprimait simultanément la régénération des membres, alors les cas exceptionnels se trouveraient expliqués sans réserve.

Cette série porte sur 5 Tritons qui subsistaient encore, en été 1923, parmi les 17 exceptions signalées.

L'opération, consistant en la suppression de l'innervation collatérale, d'après la même méthode que pour la série précédente, a en même temps permis de vérifier à nouveau l'état anatomique du plexus deux ans après la première opération. Cet examen n'a pu que confirmer les examens précédents, aucun changement n'étant survenu dans l'innervation du membre.

Après résection des nerfs collatéraux II et VI ainsi que de la branche caudale du nerf V et amputations bilatérales, le résultat fut négatif, comme dans la série précédente. Les membres gauches complètement privés de toute innervation visible, paralysés et insensibles à la piqûre et au pincement, régénérèrent simultanément avec le côté témoin.

Si cette expérience n'a rien apporté de définitif, elle a cependant une certaine valeur parce que, même dans les cas où l'innervation normale fait apparemment défaut, les nerfs collatéraux se montrent impuissants à apporter au membre l'influx nerveux indispensable à la mise en train des phénomènes régénératifs, leur suppression ne produisant aucun effet.

Conclusion. — Les trois séries destinées à établir l'action des nerfs collatéraux ont toutes abouti à un résultat négatif et il faut en inférer que c'est bien à l'innervation propre de la patte qu'incombe l'action des nerfs constatée dans la régénération de cette dernière.

Les nerfs collatéraux ne peuvent, en aucun cas, intervenir d'une façon sensible dans les phénomènes régénératifs de la patte privée de son innervation normale.

Les 17 exceptions signalées ne se trouvent pas expliquées.

§ 5. *Hypothèse de l'existence de nerfs régénérés, mais invisibles et vérification expérimentale de cette hypothèse.*

Il faut donc faire appel à la deuxième interprétation, toute négative, d'après laquelle l'examen anatomique serait un critère insuffisant pour juger de l'absence complète de l'innervation.

Comme il a été dit plus haut, les nerfs rachidiens sont non seulement mixtes, parce qu'ils contiennent des nerfs sensitifs et moteurs (tous deux myélinisés et seuls susceptibles d'être vus), mais encore parce qu'ils contiennent des fibres sympathiques, sans myéline et invisibles à un examen ordinaire.

Or, j'ai montré (1922 et 1924) que l'action du système nerveux sur la régénération était imputable exclusivement aux nerfs sympathiques. On peut donc se demander si, dans les 17 cas exceptionnels, les nerfs myélinisés n'ont pas été empêchés, pour une raison ou pour une autre, de régénérer, tandis que seules auraient pu régénérer les fibres sympathiques.

Pour vérifier ce point de vue, on peut raisonner ainsi: s'il y a des fibres nerveuses régénérées mais invisibles, on doit cependant pouvoir les couper. Si après cette opération la régénération disparait, il y aura beaucoup de vraisemblance pour que la nouvelle hypothèse soit exacte. J'ai fait dans ce but la série suivante:

Série N S. — 8 animaux, dont l'examen anatomique avait révélé l'absence de toute innervation, malgré la régénération tardive du membre gauche, ont pu être opérés de la manière suivante. Après l'ouverture de la région du plexus comme pour les séries précédentes, toute la région de l'ancien plexus est soigneusement nettoyée de tout ce qui n'est pas muscles ou vaisseaux. Ainsi, toute bride d'aspect conjonctif, tout filament suspect est extirpé. Par ce nettoyage, je pouvais espérer avoir éliminé à nouveau les fibres nerveuses invisibles qui auraient, d'après ma supposition, suffi à innerver les membres ou permis leur régénération. Les nerfs collatéraux, par contre, ont été laissés en place afin que le résultat obtenu restât sans équivoque.

L'issue de l'expérience répondit pleinement aux prévisions: aucun des individus ne montra trace de régénération du côté où l'innervation invisible, bien que vraisemblablement présente, avait été si radicalement supprimée.

Si cette expérience parait assez probante, il n'en reste pas moins dans l'esprit un certain doute, étant donné que tout le raisonnement repose sur l'existence des nerfs invisibles qui seuls auraient été régénérés. Il manque à cette démonstration la constatation directe de la présence de fibres nerveuses amyéliniques, recherche que je n'ai pas eu le temps — en raison des séries en cours — d'effectuer jusqu'à présent.

Si d'autre part, on devrait renoncer à cette hypothèse, il faudrait mettre au moins un certain nombre des cas exceptionnels sur le compte de changements intrinsèques dans les tissus de la patte, dont la nature nous échappe entièrement. Il se pourrait, en effet, dans des cas de non régénération, malgré la néoformation du plexus, que nous ayons affaire à des phénomènes de vieillissement cellulaire, peut-être consécutifs à une dégénérescence primitive, qui auraient entraîné la perte du pouvoir régénérateur. Inversement, si mes expériences ont mis hors de doute que, pour une patte normale, la suppression brusque des corrélations nerveuses inhibe temporairement la régénération, on peut se demander si la reprise du pouvoir régénérateur, souvent très tardive, ne survenant qu'après une première ou une deuxième réamputation (2 ans et plus), alors que les nerfs n'ont pas été reconstitués d'une façon visible, est bien liée à une nouvelle innervation sympathique. Cette reprise pourrait, en effet, dépendre de l'établissement d'une certaine indépendance des tissus de la patte vis-à-vis de leur corrélation ancienne. Cette question nécessitera de nouvelles recherches.

§ 6. *Récapitulation générale de la discussion.*

Par la critique et par l'expérience (série T), j'ai pu montrer l'impossibilité d'une action des traumatismes opératoires, et conclure que seule l'hypothèse d'une action directe des nerfs était admissible pour expliquer l'absence du pouvoir régénérateur du côté opéré, ainsi que les écarts très variables, pour les différentes séries, dans la réapparition du pouvoir régénérateur, du côté dont l'innervation a été primitivement interrompue.

Pour expliquer la variabilité de ces écarts, j'ai fait appel à l'hypothèse d'une reconstitution de l'innervation des membres par régénération des nerfs, et, en prêtant à cette dernière une régularité toute théorique, il a été possible de donner, des phénomènes observés, une interprétation satisfaisante.

Cependant, lorsque j'ai soumis cette hypothèse à des vérifications, l'examen anatomique a apporté un certain nombre de résultats discordants, qui ne peuvent s'expliquer par l'action d'une innervation collatérale et dont, seule, la présence de fibres sympathiques invisibles paraît pouvoir rendre compte.

Maintenant qu'il est établi, pour les pattes antérieures et postérieures, que le retour du pouvoir régénérateur, absent aussi longtemps que l'innervation manque, coïncide, dans la majorité des cas, avec le retour de cette dernière; que les effets des traumatismes ne peuvent être invoqués; qu'il semble être démontré que l'absence durable de régénération est due soit à l'obstacle purement matériel d'une cicatrice d'amputation trop dure, soit à une régénération nulle ou insuffisante des nerfs; que l'innervation collatérale s'est révélée absolument inopérante et qu'enfin les cas de régénération en absence de toute innervation visible se trouvent vraisemblablement expliqués par la présence de fibres sympathiques, il semble bien que toutes les conditions requises, pour une expérience vraiment concluante, se trouvent remplies et qu'il est possible désormais de parler d'une action certaine et indiscutable du système nerveux sur la régénération des pattes antérieures et postérieures de Tritons adultes et de larves d'Urodèles.

Toutefois, si cette action n'est pas douteuse, en ce qui concerne la patte normale, la question n'est pas encore entièrement résolue en ce qui concerne la récupération tardive du pouvoir régénérateur dans certains cas exceptionnels.

TROISIÈME PARTIE.

Effets de la suppression globale de l'innervation sur la continuation de la régénération des membres.

Dans la première partie de ce travail, destinée à étudier les effets de la suppression de l'innervation sur la mise en train des phénomènes régénératifs, j'ai pu obtenir des résultats d'une précision très grande, montrant le rapport existant entre la présence ou le rétablissement de l'innervation et le déclanchement de la régénération.

Il était dès lors intéressant de savoir si la nécessité de l'innervation se ferait sentir de la même manière, non plus sur la mise en train de la régénération, mais sur la continuation de ce processus. Il fallait établir si la suppression de l'innervation de pattes, dont la régénération était plus ou moins avancée, permettait la continuation du phénomène et dans quelle mesure. Il était également intéressant de rechercher si les différents stades d'évolution des régénérats se comporteraient identiquement après la suppression de l'innervation.

La seule méthode utilisée a été la méthode A, consistant en une mise à nu du plexus par ouverture de la région sous-scapulaire et résection du plexus brachial gauche suivant *ab–a'b'*.

Pour suivre efficacement les résultats de l'opération, il était indispensable, cette fois, de faire des dessins des pattes au moment même de l'ablation du plexus et ceci tant pour la patte à opérer que pour la patte témoin. Je ne me suis jamais départi de cette règle. Les dessins furent répétés tous les 15 jours et naturellement exécutés, comme toujours, à la chambre claire. Il va sans dire que la position des pattes pendant les dessins n'était pas toujours identiquement la même et c'est ainsi que s'expliquent quelques cas

où il est malaisé de reconnaître, dans deux dessins successifs, qu'il s'agit vraiment des pattes d'un même individu.

Le choix du moment de la suppression de l'innervation pouvait être fait de deux manières : on pouvait opérer un nombre défini de jours après l'amputation, ou, au contraire, choisir des stades définis du régénérat. Dans mes opérations, qui toutes ont été effectuées en 1921, j'ai adopté la première méthode, c'est-à-dire que j'ai supprimé l'innervation à des pattes qui avaient subi une amputation 10, 20, 40, 60 ou 80 jours auparavant.

Le comportement des divers individus privés de leur innervation le même nombre de jours après l'amputation s'est cependant montré, en raison des différences individuelles dans l'état d'évolution du régénérat au moment de l'opération nerveuse, assez variable au sein d'une même série.

Aussi, m'a-t-il semblé préférable de choisir, pour l'exposé des résultats des séries qui vont suivre, la deuxième méthode. Je distinguerai ainsi les séries suivantes, classées d'après l'état des régénérats au moment de la résection des nerfs [1]:

Opérations sur *a*) régénérats indiscernables macroscopiquement; série C I.
» » *b*) jeunes bourgeons de régénération; série C II.
» » *c*) bourgeons de régénération âgés; série C III.
» » *d*) palette de régénération non différenciée; série C IV.
» » *e*) palette de régénération différenciée; série C V.
» » *f*) régénérats à doigts individualisés; série C VI.

Dans chaque cas, l'âge du régénérat sera naturellement indiqué aussi, car en dehors de l'état de régénération de la patte opérée, l'âge du régénérat est un facteur qui influe sensiblement sur la marche ultérieure des phénomènes.

§ 1. *Série C I. Suppression de l'innervation au stade où le régénérat est macroscopiquement indécelable.*

8 *Triton cristatus*, amputés le 14 juillet des pattes antérieures suivant AB, subissent la résection du plexus brachial gauche

[1] La variabilité dans la vitesse de régénération des deux côtés d'un même individu m'a obligé à ne prendre en considération, pour le choix du stade du régénérat, que l'état de celui du côté gauche.

suivant *ab* et *a'b'* (voir fig. 13), le 24 juillet, c'est-à-dire dix jours après l'amputation. Au moment de l'ablation du plexus, les deux pattes, bien que recouvertes d'un jeune épithélium cicatriciel, ne présentent pas encore de bourgeon de régénération discernable à l'œil nu, ni à la loupe binoculaire. Cependant, les recherches histologiques (FRAISSE) ont montré que, dix jours après l'amputation, la prolifération du nouveau matériel a déjà débuté. En supprimant l'innervation à cette époque, il s'agit donc bien d'une interruption de l'innervation sur une régénération déjà commencée.

Dix jours après la résection du plexus gauche (20 jours après l'amputation), les pattes témoins à innervation intacte présentent, dans presque tous les cas, des jeunes bourgeons de régénération; ceux-ci s'observent, sans exception, chez tous les individus cinq jours plus tard.

Du côté opéré, par contre, on observe les mêmes phénomènes précédemment décrits de cicatrisation progressive avec étranglement de la zone centrale, restée jeune. Tandis que, 20 jours plus tard (40 jours après l'amputation), les pattes témoins montrent l'apparition des ébauches digitales, les pattes opérées sont en ce moment entièrement cicatrisées.

Parmi les huit individus, aucun n'a été, du côté opéré, le siège d'une régénération tardive pendant les trois mois que dura l'expérience, tandis que du côté témoin, la régénération normale suivit son chemin.

Les phénomènes primaires de régénération étant déjà en train dix jours après l'amputation, cette expérience prouve que ceux-ci se trouvent inhibés par la suppression de l'innervation.

§ 2. *Série C II. Suppression de l'innervation dans le cas de régénérats au stade de jeune bourgeon de régénération.*

8 *Triton cristatus*, amputés le 24 mai, et 2 *T. alpestris*, amputés le 4 mai, sont opérés le 14 juin 1921. Les régénérats sont donc âgés de 20 jours dans le cas des *Triton cristatus*, de 40 jours dans le cas des *T. alpestris*. J'ai rangé ces derniers dans la catégorie « jeunes bourgeons », en raison de l'apparition, en effet très tardive, du bourgeon dans ces deux cas. Les amputations ont porté sur le niveau AB, dans le zeugopode, la résection du plexus est effectuée suivant *ab* et *a'b'*.

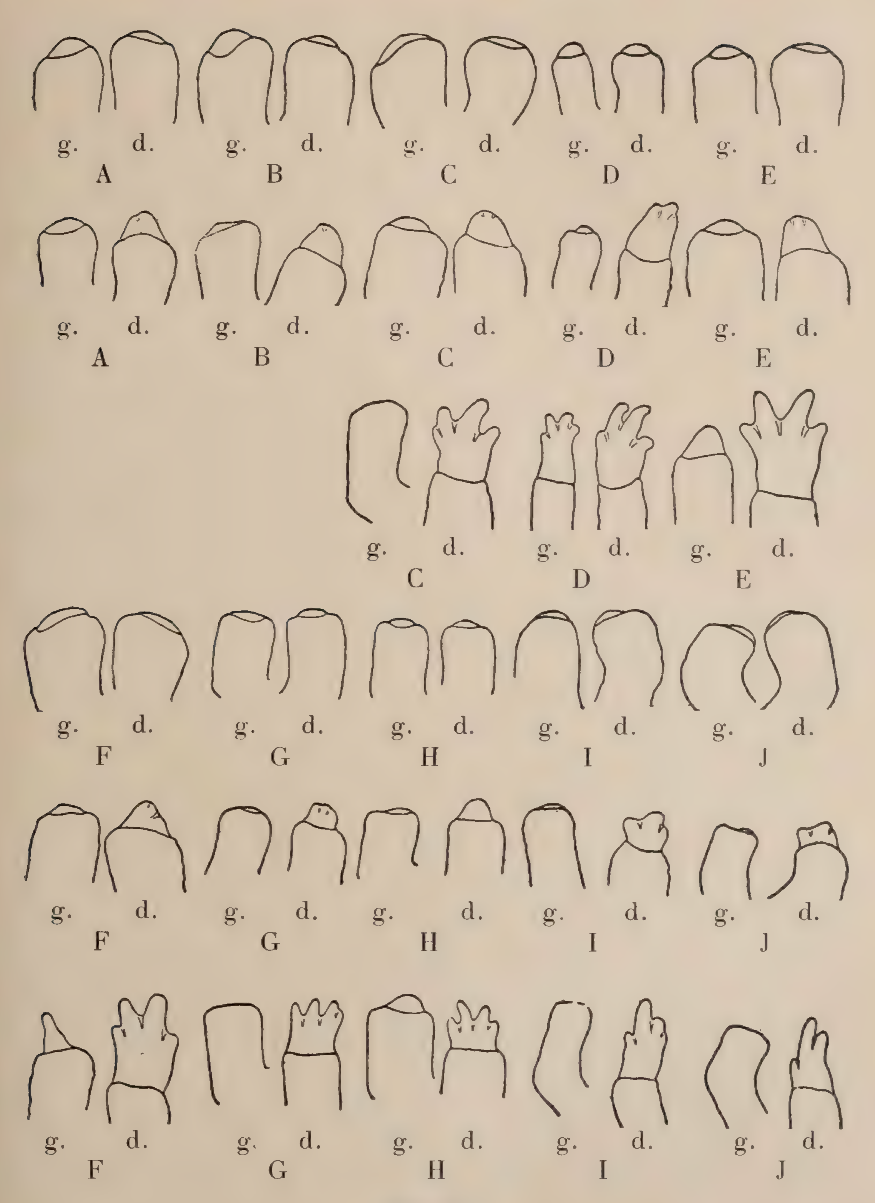


FIG. 62.

Dessins des deux pattes de tous les individus de la série C II. 1re et 4me rangées horizontales: au moment de la résection du plexus; 2me et 5me rangées: 20 jours après la suppression de l'innervation; 3me et 6me rangées: 70 jours après la suppression de l'innervation (les individus A et B sont morts 50 jours après l'opération).

Les résultats de la suppression de l'innervation peuvent être suivis plus aisément sur les dessins qui remplacent avantageusement de longues explications.

La première rangée horizontale de la fig. 62 représente l'état de régénération des pattes gauches et droites de 5 individus (de gauche à droite, A à E) le jour de la résection du plexus brachial. La IVme rangée horizontale de la même figure représente l'état de régénération des individus F à J au même moment.

Les deux rangées suivantes représentent l'état de régénération des pattes 20 et 70 jours après la résection du plexus. L'examen des 2me et 5me rangées montre que, dans tous les cas, les régénérats du côté gauche sont fortement diminués, sauf chez le Triton E, qui présente de ce côté un aspect stationnaire. Les autres individus présentent aussi des différences de couleur avec le côté témoin qui, ainsi qu'il ressort des dessins, n'a cessé de s'accroître normalement.

20 jours plus tard, 40 jours après la résection du plexus, l'examen des individus B, C, G, I et J révèle la disparition complète des bourgeons de régénération, sans qu'il soit cependant encore possible de conclure à une cicatrisation complète. Chez les Tritons E, F et H, les régénérats restent cependant stationnaires et les bourgeons sont encore parfaitement discernables.

50 jours après l'amputation, D qui représente un très jeune individu, montre une réelle augmentation dans la masse de son régénérat qui continue à évoluer très rapidement.

Les 3me et 6me rangées de dessins représentent l'état des deux pattes, 70 jours après la résection du plexus. Il résulte de l'examen de ces dessins que le cas D présente du côté gauche un régénérat assez avancé, que le cas H a augmenté le volume de son régénérat qui était resté stationnaire pendant le mois précédent, que l'individu F montre un régénérat difforme, pédiculé, emprisonné par une zone cicatricielle concentrique et qu'enfin le Triton E présente, en ce moment, une nouvelle poussée régénérative.

Les 6 autres individus sont à cette époque complètement cicatrisés et pigmentés du côté où l'innervation avait été supprimée 70 jours auparavant. Dans la suite, seuls, E et H ont donné du côté gauche des régénérats normaux, F restant dans l'état représenté par le dernier dessin pendant deux mois encore. Les 6 autres individus n'ont été le siège d'aucune nouvelle poussée régénérative durant les cinq mois et demi que dura l'expérience.

En résumé, la suppression de l'innervation sur des régénérats peu évolués, se trouvant au stade de bourgeon de régénération à peine ébauché, a pour effet immédiat non seulement la *cessation de tout accroissement nouveau*, mais aussi une diminution de la taille du régénérat (tous les individus sauf un).

Cette diminution de la taille peut aller, par ratatinement successif et envahissement épidermique, jusqu'à la disparition complète du régénérat (6 cas sur 10).

Dans les autres cas l'arrêt de croissance dure aussi longtemps que l'absence de l'innervation est effective (deux mois environ) et correspond ainsi très exactement avec les observations recueillies[1] dans les précédentes expériences.

Passé ce délai, lorsque les fibres nerveuses sont arrivées en contact avec un tissu précédemment en régénération, le bourgeon de régénération récupère immédiatement sa potentialité de croissance et la régénération reprend normalement[2].

§ 3. *Série C III. Suppression de l'innervation dans le cas de régénérats au stade de bourgeon de régénération âgé.*

5 *Triton cristatus*, amputés des deux pattes antérieures, suivant le niveau AB, le 24 mai, présentent, le 4 juillet 1921, de gros bourgeons de régénération sans aucune trace de différenciation. A cette date, 40 jours après l'amputation, on pratique la résection du plexus brachial gauche suivant *ab* et *a'b'*.

Ces bourgeons étant, comme le montre la fig. 63, Ire rangée, très volumineux, on peut très bien apercevoir les troubles de la circulation qui se manifestent pendant les premiers jours, du côté opéré. Ces troubles se traduisent par un changement de la couleur du régénérat qui, de rouge clair, devient rouge sombre et passe au violet dans quelques cas. Le volume du régénérat augmente de ce fait, mais il ne peut s'agir que d'une congestion paralytique, cette augmentation de volume ne durant qu'un jour ou deux au plus.

Du côté témoin, la régénération se poursuit normalement.

[1] Pour le niveau d'amputation A B et les niveaux de résection *ab-a'b'* des nerfs du plexus (séries A et B).

[2] On verra dans la suite que cette interprétation comporte certaines réserves quant à la « reprise » du pouvoir régénérateur.

La fig. 63 représente, dans sa première rangée horizontale, l'état des régénérats gauches et droits des individus A à E, le 4 juillet, jour de la suppression de l'innervation. La deuxième rangée de cette figure montre l'état de régénération des pattes 50 jours plus tard, le 24 août. On voit que, dans tous les cas, les régénérats du côté gauche ont diminué de taille, tandis que du côté témoin la régénération a abouti à la formation de mains formées. La diminution de taille des régénérats privés de leur innervation est particulièrement visible dans les cas D et E.

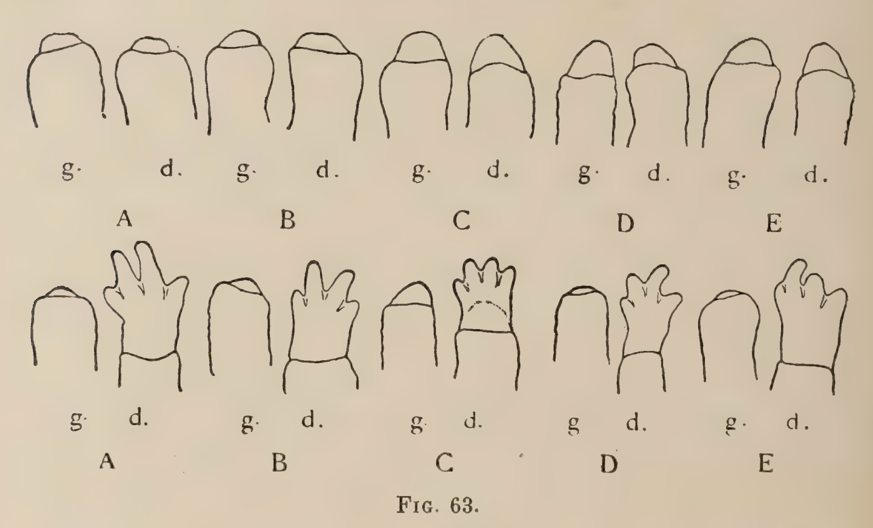


Fig. 63.

Dessins des deux pattes de tous les individus de la série C III. 1re rangée au moment de l'opération; 2me rangée: 50 jours après la suppression de l'innervation.

20 jours plus tard, 70 jours après l'opération sur les nerfs, tous les individus présentent une reprise indiscutable de la poussée régénérative, la taille des bourgeons s'accroissant désormais régulièrement.

En résumé, la suppression de l'innervation, pratiquée au stade de bourgeon de régénération âgé produit, comme précédemment, l'arrêt de tout accroissement nouveau accompagné d'une diminution de taille et d'un vieillissement du régénérat. Les effets de cette suppression de l'innervation durent aussi longtemps que l'absence des nerfs est effective, 2 mois au minimum.

Nota. Le choix des stades qui vont suivre, bien que ne ressortant pas d'emblée de l'examen superficiel des dessins, n'est cependant pas arbitraire. Il résulte d'un examen attentif de l'état du régénérat, de sa consistance, de sa couleur, de la présence ou de l'absence de moindres indications des futures ébauches digitales, ne pouvant figurer sur les dessins. C'est ainsi que l'on verra classés dans les prochaines séries sous le nom de « palette de régénération » des stades qui, en prenant seulement en considération la taille, auraient dû certainement être rangés parmi les bourgeons de régénération.

§ 4. *Série C IV. Suppression de l'innervation dans le cas de régénérats au stade « palette » non différenciée.*

1° *Série C IV* a_1. 5 *Triton cristatus* subissent l'amputation des deux pattes antérieures, suivant AB, le 24 mai, et la résection du plexus suivant *ab* et *a'b'*, le 4 juillet 1921, 40 jours après l'amputation. A ce moment, les 5 individus possèdent tous de larges et volumineuses palettes de régénération, mais sans qu'il soit possible d'apercevoir les moindres sillons interdigitaux.

La première rangée de la fig. 64 montre les régénérats le jour de l'ablation du plexus. 20 jours plus tard, tandis que du côté témoin les sillons délimitant les futurs doigts sont bien marqués, aucun progrès n'est visible du côté opéré. Cependant, en ce moment déjà, la palette gauche, privée d'innervation et qui était primitivement sans différenciation morphologique, commence à vieillir comme aspect extérieur, à se déformer et à montrer des sillons digitaux, chez tous les individus, mais sans s'accroître. 40 jours après l'opération, l'individu B présente un accroissement marqué de la taille de son bourgeon.

Les dessins de la deuxième rangée de la fig. 64 montrent l'état des régénérats des 5 individus, 50 jours après la section des nerfs. De la comparaison de l'état d'évolution des régénérats des pattes gauches, il résulte que, chez les individus A et D, les régénérats ont diminué de taille pendant les 50 jours écoulés depuis la résection du plexus, que chez l'individu C le volume est resté stationnaire, tandis que chez les individus B et E il y a eu certainement augmentation de taille. Chez B, cette augmentation date de 10 à 15 jours, chez le Triton E, elle est toute récente.

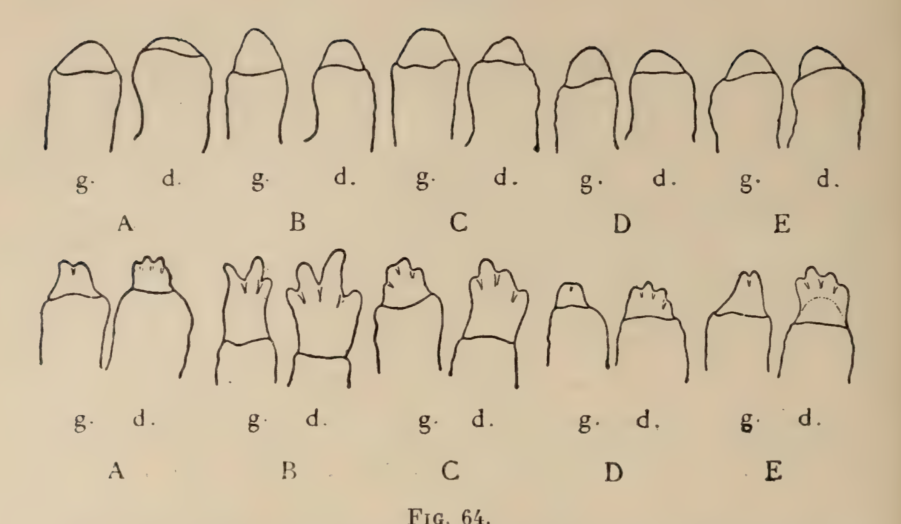


Fig. 64.

Dessins des deux pattes de tous les individus de la série C IV a_1. 1re rangée horizontale: état des régénérats au moment de l'opération; 2me rangée: dessins des régénérats 50 jours après la suppression de l'innervation.

Dans tous les cas, la différenciation morphologique des régénérats gauches a progressé. Cette différenciation correspond, cependant, à une réalisation morphologique incomplète dans 4 cas sur 5 et n'a subi dans la suite de l'observation aucun changement. En effet, 3 des individus ont présenté deux doigts, un trois doigts, et un seul individu (C) montre le nombre normal de doigts.

2° *Série C IV* b_1. 5 *T. cristatus.* Amputation bilatérale des deux pattes le 24 mai, résection du plexus avec complication traumatique du côté témoin le 3 juillet 1921.

L'intervention opératoire troublant nécessairement la vascularisation du régénérat, il n'était pas superflu, *a priori*, d'admettre que c'était le traumatisme qui produisait l'arrêt dans la croissance du régénérat. Bien que les considérations théoriques et les expériences relatées au chapitre II aient déjà permis d'éliminer l'hypothèse de Goldfarb, il est utile, semble-t-il, de rapporter ici tous les détails des opérations réellement effectuées à un moment (1921) où l'expérience ne m'avait pas encore montré l'impossibilité d'une action du traumatisme opératoire. Dans ce but, j'ai effectué les mêmes interventions chirurgicales également du côté témoin; celles-ci consistaient en l'ouverture de la région sous-

scapulaire, avec la mise à nu et la préparation du plexus brachial droit, sans toutefois sectionner aucune des branches de ce plexus. Comme il était à prévoir, cette intervention n'a eu aucun effet sur la régénération en cours des pattes témoins, qui ont continué à évoluer sans accident.

La première rangée de la fig. 65 montre l'état de régénération des pattes antérieures au moment de la suppression de l'innervation, et l'on voit que le stade d'évolution des régénérats est, en tous points, comparable à celui de la sous-série précédente. 20 jours

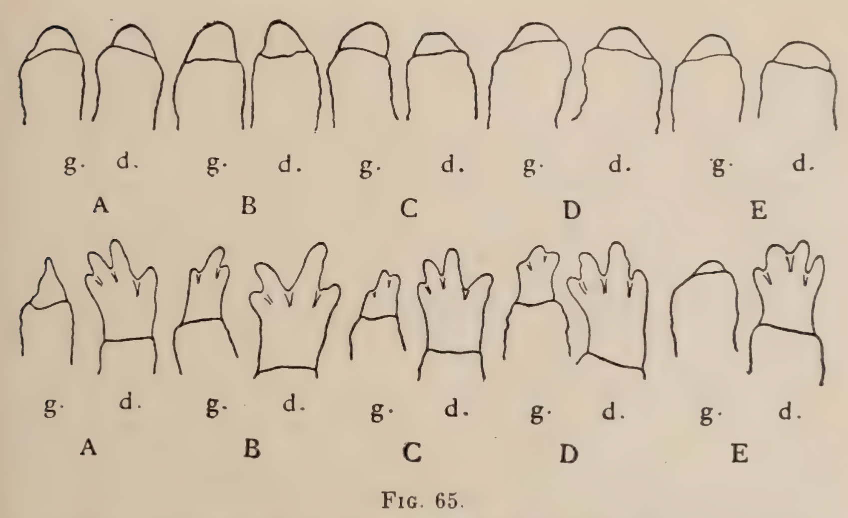


Fig. 65.

Dessins des deux pattes de tous les individus de la série C IV b_1. 1re rangée horizontale: état des régénérats au moment de l'opération; 2me rangée: dessins des régénérats 60 jours après la suppression de l'innervation.

plus tard, les pattes gauches présentent un régénérat diminué de volume. 30 jours cependant après l'opération, les pattes gauches privées d'innervation, bien que n'ayant pas augmenté de taille, commencent à présenter les sillons interdigitaux. 50 jours après l'opération, on remarque, dans deux cas, B et D, une légère reprise de la régénération, tandis que les cas A et C évoluent dans le sens d'une morphologie incomplète.

Les dessins de la deuxième rangée de la fig. 65 montrent l'état de régénération des pattes, deux mois après la suppression de l'innervation. Le Triton A présente un seul doigt différencié, C

montre un régénérat complètement pigmenté à 3 doigts incomplets, les individus B et D, seuls, continuent à évoluer normalement, tout en présentant un nombre réduit de doigts. Le dernier individu enfin, E, présente un bourgeon de régénération considérablement diminué de taille, mais à aspect vieux et pigmenté, et qui, pendant deux mois encore, n'a produit qu'un régénérat à morphologie monstrueuse, à un doigt, dans le genre de celui que présente le Triton A.

Du côté témoin, malgré le traumatisme infligé, la régénération est restée à tous points de vue normale.

3° *Série C IV* a_2. 12 *T. alpestris*; amputation bilatérale le 2 mai, résection du plexus brachial le 12 juin 1921 (40 jours après l'amputation).

Au moment de la suppression de l'innervation, tous les individus possèdent du côté gauche de larges et volumineux régénérats, mais sans aucune différenciation en ébauches digitales.

La première et la quatrième rangées de la fig. 66 représentent l'état des régénérats, le jour même de l'opération. 15 jours après, on constate une diminution certaine de la taille des régénérats gauches, chez tous les individus, sans exception.

La deuxième et la cinquième rangées représentent l'état de la régénération chez ces 12 individus, 25 jours après l'opération. Du côté témoin, on voit que la régénération a progressé normalement; du côté opéré, les régénérats ont certainement augmenté de longueur dans les cas A, B, D, E, G, et K, mais ceci sans aucun doute aux dépens de la largeur, de sorte que, dans tous ces cas, le volume général dés régénérats a plutôt diminué ou est resté stationnaire.

Par contre, dans les cas F, H, I, J et L, il a diminution marquée du volume. Mais, bien que leur volume soit resté stationnaire ou même ait diminué, les régénérats ont évolué dans le sens de la différenciation morphologique, dans 8 cas. On voit, en effet, apparaître, comme le montrent les dessins, les sillons interdigitaux et, dans quelques cas même (A, B, D, E, G et K), les doigts commencent à s'isoler de la masse commune du régénérat.

Cet état reste stationnaire pendant une vingtaine de jours encore, puis la poussée régénérative reprend vigoureusement. La troisième et la sixième rangées de la même fig. 66 montrent l'état des régénérats 70 jours après la section du plexus. On constate

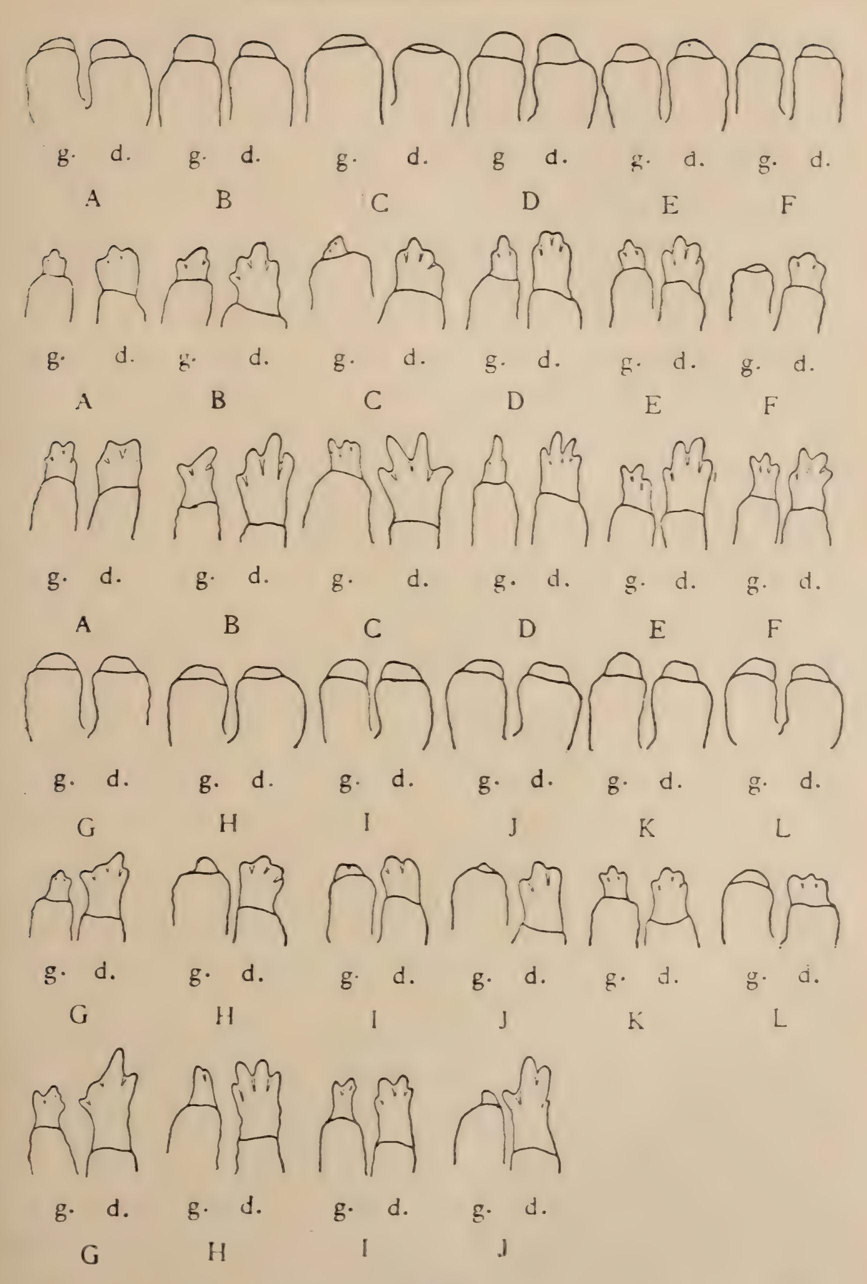


Fig. 66.

Dessins des deux pattes de tous les individus de la série C IV a_2. 1re et 4me rangées: état des régénérats au moment de l'opération; 2me et 5me rangées: 25 jours après; 3me et 6me rangées: 70 jours après la suppression de l'innervation.

que les régénérats ont partout augmenté, par rapport à l'état précédent [1]. Mais, si cette augmentation est sensible pour presque tous les individus de la troisième rangée (sauf pour l'individu D où il s'agit plutôt d'un allongement excessif que d'une augmentation notable du volume et pour le Triton J où il y a diminution certaine par rapport à l'état initial du régénérat), cette augmentation de taille des régénérats est incapable de leur permettre de réaliser une morphologie complète, car, dans les 10 cas qui restent, il y a eu réduction du nombre des doigts.

Comme, en ce moment, 70 jours après la suppression de l'innervation, les régénérats du côté gauche sont très avancés en âge et déjà fortement pigmentés, aucun changement ultérieur dans leur morphologie n'est possible; un mois plus tard, les régénérats ont bien un peu augmenté de taille, mais sans beaucoup changer de forme. Aucun individu, même 100 jours après la suppression de l'innervation n'est arrivé à reformer un nombre normal de doigts (4). Il est vrai que ces restitutions insuffisantes sont assez fréquentes aussi du côté témoin, où finalement 3 individus sur 10 n'ont également régénéré que trois doigts.

4° *Série C IV* b_2. 10 *T. alpestris*, amputés le 1er mai, subissent, 40 jours plus tard, la résection du plexus brachial, le 11 juin 1921. Cette opération est compliquée, comme dans le cas de la série C IV b_1, par une intervention chirurgicale similaire, sans section des nerfs, du côté droit témoin.

Au moment de l'opération, les pattes gauches et droites des 10 individus se trouvent posséder de volumineux régénérats, sans différenciation, comme le montrent les dessins de la première et de la quatrième rangée de la fig. 67.

15 jours après l'opération, on remarque une diminution générale de la masse des régénérats dans tous les cas, sauf dans le cas C, chez lequel j'enregistre une certaine augmentation de volume.

Les dessins des deuxième et cinquième rangées de la fig. 67 montrent que, 30 jours après l'opération, trois individus témoignent déjà d'une certaine augmentation du volume de leur régénérat gauche, privé d'innervation (cas C, G et I). Chez tous les autres individus, cependant, la diminution est certaine et, dans le

[1] Les individus K et L sont morts quelques jours après le deuxième dessin.

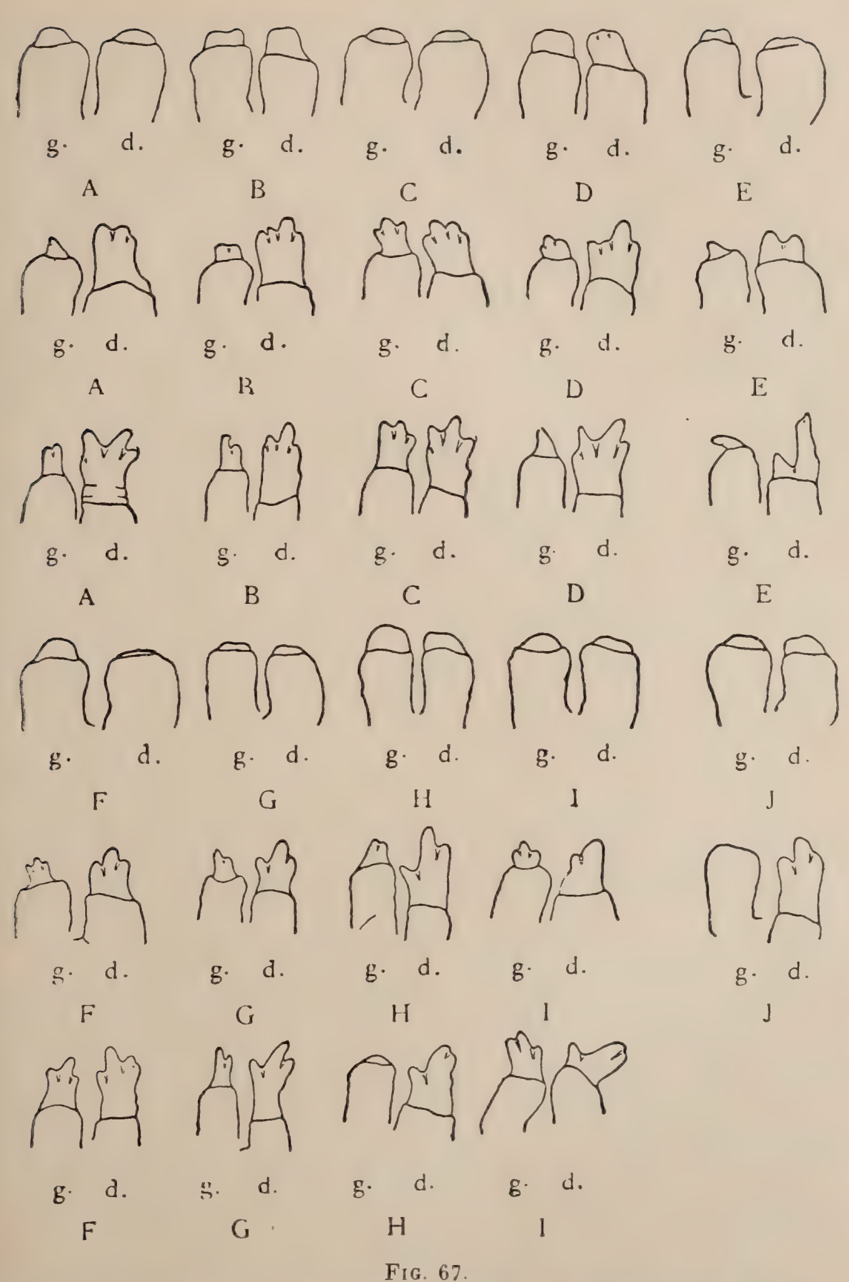


FIG. 67.

Dessins des deux pattes de tous les individus de la série C IV b_2. 1re et 4me rangées: états des régénérats au moment de l'opération; 2me et 5me rangées: 30 jours après; 3me et 6me rangées: 75 jours après la suppression de l'innervation.

cas J [1], cette régression du régénérat va même jusqu'à sa disparition complète. Partout cependant la régression de volume est accompagnée d'une différenciation marquée des ébauches digitales, qui correspond déjà à une morphologie incomplète. La morphologie apparente à cette époque — 30 jours après la suppression d'innervation — ne subit plus aucun changement et, seul, le volume des régénérats se modifie. En général, la reprise de l'accroissement de taille des régénérats se produit déjà vers le quarantième jour, mais la croissance est lente, entravée par un vieillissement précoce des régénérats privés d'innervation.

Les dessins des troisième et sixième rangées montrent l'état des régénérats, 70 jours après l'opération. On y voit: 1° deux cas de régénération d'un seul doigt (D et E); 2° trois cas de régénération de deux doigts seulement (A, B et G); 3° trois cas de régénération de trois doigts du côté opéré (C, F et I).

Les cas D et H sont intéressants, mais ont subi une certaine modification des conditions expérimentales, au cours de l'observation. Pendant l'exécution d'un des dessins, les animaux, en se tortillant très fortement, ont subi une lésion du régénérat gauche et c'est ainsi que j'ai obtenu de nouvelles réductions de la morphologie et de la taille du régénérat: dans le cas D, un régénérat à un seul doigt; dans le cas H, une réduction jusqu'au stade de bourgeon de régénération.

Résumé des observations de la Série C IV. — Les 32 individus considérés présentaient tous, au moment de l'interruption du plexus, du côté gauche, une large palette, mais sans différenciation visible des ébauches digitales.

Dans tous les cas sauf un, l'observation a montré un arrêt immédiat de la croissance pendant au moins 30 jours et cet arrêt de croissance s'est même traduit par une diminution certaine du volume.

Si le volume des régénérats diminue ou reste stationnaire, les transformations internes continuent cependant leur marche et semblent même être accélérées. On assiste à des phénomènes de vieillissement précoce, qui se traduisent par une pigmentation du régénérat, plus rapide du côté opéré que du côté témoin, et par l'acquisition d'une consistance plus grande des parties en régénération.

La différenciation morphologique progresse avant que le régéné-

[1] Animal mort, sans avoir régénéré, au bout de 32 jours.

rat ait repris sa potentialité de croissance. Mais, dans tous les cas (31), la différenciation, aux dépens du régénérat n'ayant pas augmenté de volume, aboutit à une morphologie incomplète. Cette différenciation en mains ectrodactyles est toujours visible une trentaine de jours après la suppression de l'innervation; une fois les sillons interdigitaux établis, on peut considérer qu'un changement ultérieur dans la morphologie du régénérat est pratiquement exclu, à moins de lésions traumatiques intervenant tardivement.

La reprise du pouvoir régénérateur des régénérats, momentanément arrêtés dans leur croissance, se produit parfois précocement, 30 à 40 jours après la suppression de l'innervation, mais normalement seulement 50 jours après l'opération.

Un cas exceptionnel s'est présenté, qui montrait une augmentation du volume du régénérat déjà 15 jours après la suppression de l'innervation. Un examen anatomique de l'animal, effectué 40 jours après l'opération, a permis de constater que l'ablation du plexus avait été exécutée correctement, le plexus brachial ne montrant à cette époque qu'un très faible début de régénération. La signification de ce cas reste obscure.

§ 5. *Série C V. Suppression de l'innervation dans le cas de régénérats au stade « palette » différenciée.*

Les 15 individus de cette série sont de provenance différente et possèdent des régénérats d'âge variable.

Aussi, sera-t-il indiqué de les discuter par séries de cinq individus à l'aide de dessins.

a) La fig. 68 représente l'état des régénérats des individus A à E, qui ont subi des amputations à des dates différentes:

A.	*T. cristatus*	amputé le	4/IV	opéré le	23/VI, 80 jours après l'amputation
B.	» »	» »	4/IV	» »	3/VI, 60 jours après l'amputation
C.	» »	» »	4/IV	» »	3/VI, 60 jours après l'amputation
D.	*T. alpestris*	» »	5/IV	» »	24/VI, 80 jours après l'amputation
E.	» »	» »	5/IV	» »	24/VI, 80 jours après l'amputation.

La première rangée de la fig. 68 montre l'état des régénérats considérés, présentant des sillons indicateurs des futurs doigts, ainsi que l'état monstrueux des régénérats gauches dans le cas de deux *Triton alpestris* (D et E). 20 à 30 jours après l'opération, la taille des régénérats gauches, privés d'innervation, n'a pas augmenté, dans les trois premiers cas, bien que la différenciation continuât sans arrêt. Dans les cas des *Triton alpestris*, par contre, on remarque une diminution certaine des régénérats.

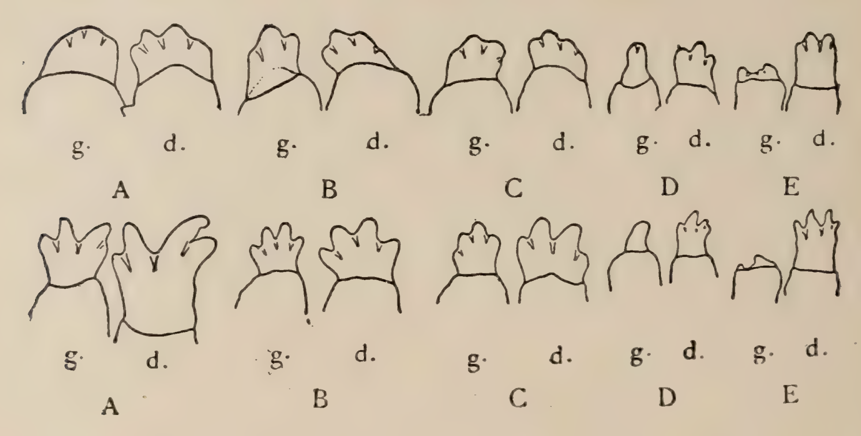


Fig. 68.

Dessins des deux pattes des 5 premiers individus de la série C V. 1re rangée: au moment de l'opération; 2me rangée: 60 jours après la suppression de l'innervation.

Les dessins de la deuxième rangée de la même fig. 68, faits 60 jours après l'opération nerveuse, montrent une faible reprise de la croissance dans le cas des trois *Triton cristatus* et, simultanément, une différenciation très poussée des pattes gauches. Dans les deux derniers cas, la diminution de la taille des régénérats reste sensible et a abouti à des malformations incapables d'évoluer normalement.

Il est à remarquer que, dans les cas considérés, la différenciation morphologique n'a pas été modifiée par l'intervention opératoire contrairement à ce qui a pu être observé dans tous les cas de la série précédente.

b) La fig. 69 représente cinq autres individus (cas A à E) de la même série, dont la première rangée indique l'état des régénérats le jour de la suppression de l'innervation. Les individus A, B,

C et D sont des *Triton cristatus* amputés le 3 avril, le plexus brachial ayant été réséqué suivant *ab–a'b'*, le 2 juin 1921, 60 jours après l'amputation. E est un *Triton alpestris* dont le régénérat déjà bien différencié est âgé seulement de 40 jours. Dans les cinq cas, le côté droit avait également subi l'intervention traumatique déjà décrite plus haut. Cependant, chez le Triton C, un des nerfs du plexus fut atteint à cette occasion. J'ai alors réséqué aussi les deux autres nerfs du plexus et laissé par contre l'innervation du côté gauche intacte. Un coup d'œil sur les trois dessins successifs du cas C montre que, cette fois-ci, c'est le côté droit qui a eu un comportement aberrant.

La deuxième rangée des dessins de la fig. 69 montre une diminution certaine de la masse des régénérats de tous les individus, du côté opéré, 25 jours après la suppression de l'innervation. Cette diminution est telle, dans les cas B et E, que les régénérats se

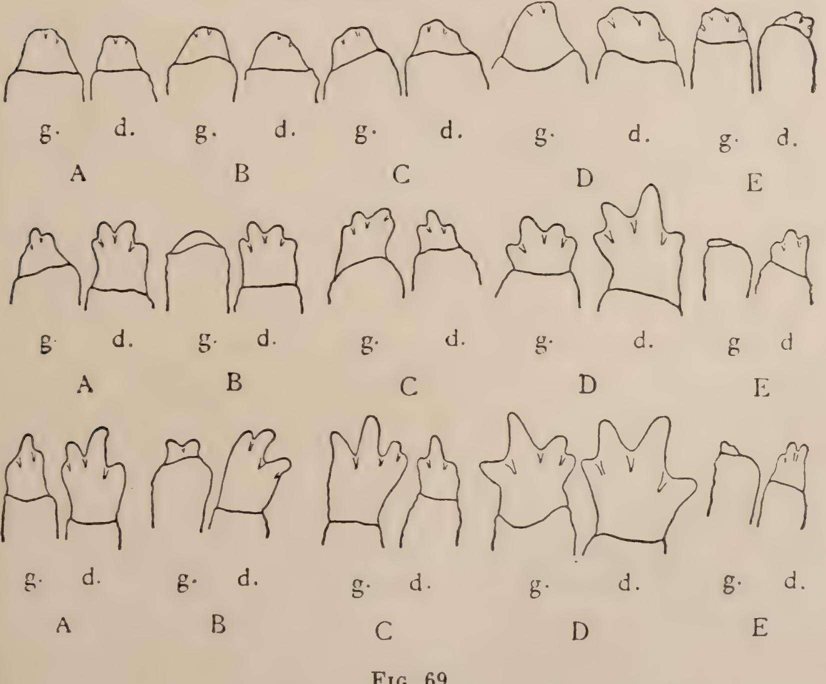


Fig. 69.

Dessins des deux pattes de 5 autres individus de la série CV. 1re rangée: dessins au moment de l'opération; 2me rangée: 30 jours après; 3me rangée: 80 jours après la suppression de l'innervation.

trouvent ramenés, en ce moment, au stade « bourgeon de régénération »[1].

La troisième rangée montre l'état de ces régénérats, 80 jours après la suppression de l'innervation. Si, en ce moment, la reprise de la croissance des régénérats est générale (sauf dans le cas E, complètement pigmenté, à aspect vieux et dont l'évolution paraît terminée), la taille est encore inférieure à l'état initial dans le cas B qui, du reste, aboutit à une morphologie incomplète, ne le dépasse pas de beaucoup dans deux cas (A et C), mais atteint un très grand développement dans le cas D. Ce dernier Triton avait, du reste, présenté une reprise de la poussée régénérative, déjà vers le 35me jour après la suppression de l'innervation.

c) La fig. 70 représente trois états successifs des cinq derniers individus de cette série, qui sont également d'âges très différents. Tandis que les trois premiers individus *(T. cristatus)* ont des régénérats âgés de 60 jours au moment de l'opération (A, B, et C), D est un *T. alpestris* en régénération depuis 40 jours seulement, de même que le *T. cristatus* suivant (E).

20 jours après la résection des nerfs du plexus, on remarque, dans les cas B et E, une diminution certaine du volume du côté opéré, dans les cas A et D, cependant, une augmentation indiscutable de la longueur du régénérat qui ne saurait être expliquée par un remaniement de la masse dans le sens de la longueur, mais qui correspond certainement à une augmentation générale du volume.

Les dessins de la deuxième rangée, faits 30 jours après l'opération, illustrent cet état de choses qui s'accentue. Dans le cas E, le dessin correspond à un stade plus tardif, 80 jours après l'amputation.

La troisième rangée de la fig. 70, dessins faits 80 jours après la suppression de l'innervation (individus B, A, C et D), montre la très forte reprise de la régénération dans les cas A et C. Par contre, le *T. alpestris* D montre une diminution dans la taille de son régénérat, résultant d'une blessure qui lui avait été infligée par morsure.

[1] Je n'ai pas noté dans mes procès-verbaux une lésion du régénérat au moment de l'opération ou du dessin, mais ceci me semble très probable, les régénérats étant trop avancés pour présenter des phénomènes d'involution aussi marqués.

En résumé, les 15 individus de la série ont montré, sauf dans deux cas, un comportement assez uniforme pour ce qui concerne l'arrêt de croissance pendant le premier mois qui suit la suppression de l'innervation. Dans 13 cas, en effet, on constate partout sinon une diminution, du moins un arrêt de croissance des régénérats privés d'innervation.

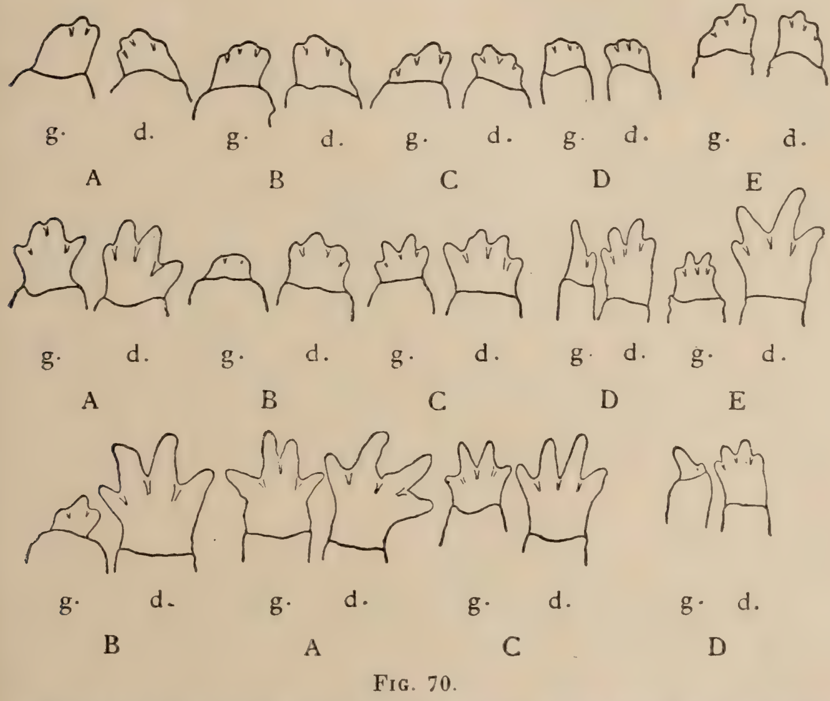


Fig. 70.

Dessins des deux pattes des 5 derniers individus de la série C V. 1re rangée: au moment de l'opération; 2me rangée: 30 jours après; 3me rangée: 80 jours après la suppression de l'innervation.

Dans deux cas, cependant, il y eut une augmentation indiscutable du volume du régénérat; celle-ci ne peut être attribuée à une suppression incomplète du plexus, car une révision anatomique a montré que l'opération avait été correctement effectuée.

La série C V diffère de la précédente en ce qui concerne la morphologie des régénérats. Nous avons vu, en effet, que précédemment, sur 31 individus tous avaient subi des modifications profondes dans leur structure, qui les ont fait aboutir à des mains ectrodac-

tyles. Ici, sur 15 individus, 6 seulement ont subi des changements dans l'édifice structural de l'ébauche de la main qui, au moment de la suppression de l'innervation, semblait déjà déterminé. Dans deux cas cependant (B et E, fig. 69), il est certain que cette modification de la morphologie est due à une lésion du régénérat au moment de l'opération ou lors d'un dessin, ce qui a entraîné un remaniement de l'ébauche et a abouti à une formation morphologiquement incomplète.

§ 6. *Série C VI. Suppression de l'innervation dans le cas de régénérats au stade « doigts individualisés ».*

1° *Série C VI* a.

a) 4 *Triton cristatus* à régénérats âgés de 60 jours. Au moment (3 juin 1921) de l'opération sur le plexus, tous les individus possèdent des mains régénérées avec des doigts bien individualisés, comme le montrent les dessins de la première rangée de la fig. 71.

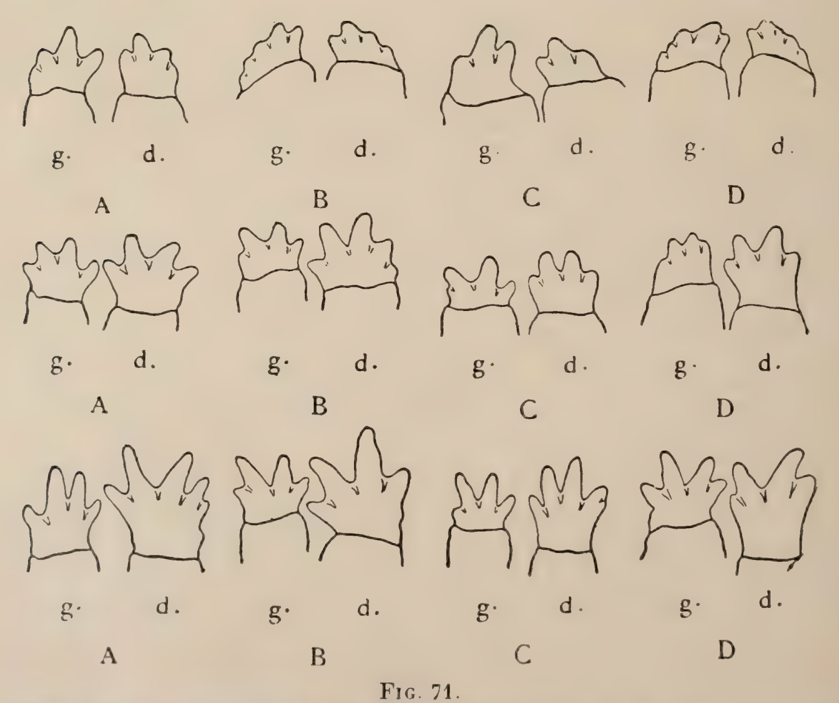


Fig. 71.

Dessins des deux pattes des 4 premiers individus de la série C VI *a*. 1re rangée: au moment de l'opération; 2me rangée: 30 jours après; 3me rangée: 80 jours après la suppression de l'innervation.

La deuxième rangée des dessins montre l'état des pattes, 30 jours après la suppression de l'innervation. S'il est aisé de reconnaître sur ces figures que la différenciation des régénérats gauches a fait des progrès incontestables, il est malaisé, par contre, de se prononcer avec certitude sur la question de savoir si les régénérats ont augmenté de taille ou non. Ceci semble être le cas pour les cas A et D, tandis que, chez les deux autres individus, on peut parler d'une utilisation du matériel primitif, mais non d'une augmentation du volume des régénérats.

40 jours après l'opération, les deux individus extrêmes continuent à présenter une nouvelle augmentation, certaine cette fois-ci, du volume des régénérats gauches, et cet accroissement se poursuit désormais jusqu'à la fin de l'expérience (80 jours après l'opération), comme le montre la troisième rangée de la figure. Les deux autres individus moyens n'ont que peu progressé dans la taille de leurs régénérats, par contre les doigts se sont dessinés davantage et se sont considérablement allongés.

b) 4 *Triton cristatus* à régénérats âgés de 80 jours. Au moment de l'opération, 23 mai 1921, les individus possèdent, comme le montre la première rangée de la fig. 72, des régénérats volumineux mais qui, somme toute, ne sont pas plus évolués que dans

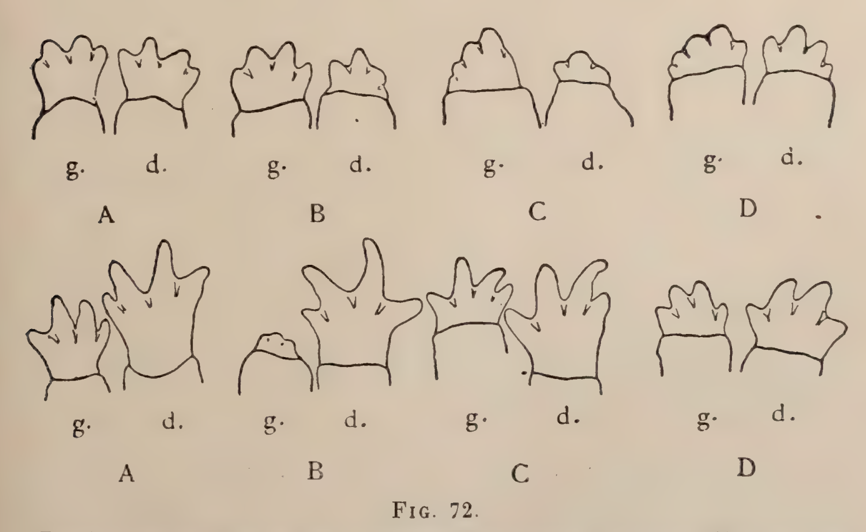


FIG. 72.

Dessins des deux pattes des 4 derniers individus de la série C VI *a*. 1re rangée horizontale: état des régénérats au moment de l'opération; 2me rangée: dessins effectués 35 jours après la résection du plexus.

le cas précédent. Ceci n'est pas surprenant, si l'on songe que les amputations ont été pratiquées en hiver, le 4 mars.

Les dessins de la deuxième rangée, effectués 35 jours après l'ablation du plexus, montrent une diminution considérable de la taille du régénérat gauche du cas B, ce qui est peut-être à mettre sur le compte d'une morsure; par contre, dans les cas A et D, on constate une légère, mais indéniable augmentation des régénérats gauches.

En tout cas, sur 8 individus de cette sous-série, 5 ont montré une augmentation sensible de leur volume à un moment qui, au premier abord, semblerait un peu précoce.

2º *Série C VI b.* 5 *Triton cristatus*, à régénérats âgés de 80 jours (amputation le 4 mars), subissent la résection du plexus le 23 mai 1921. Ces individus diffèrent cependant de la sous-série précédente par le fait qu'un traumatisme supplémentaire est infligé au côté droit comme dans certaines des séries déjà signalées.

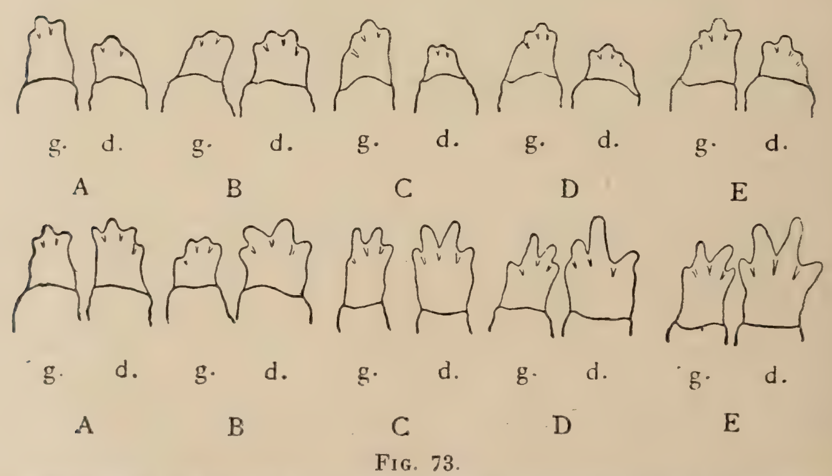


Fig. 73.

Dessins des deux pattes de tous les individus de la série C VI *b*. 1re rangée horizontale: état des régénérats au moment de l'opération; 2me rangée: dessins effectués 35 jours après la résection du plexus.

La première rangée de la fig. 73 montre l'état des régénérats de ces 5 individus, tandis que la deuxième rangée montre les mêmes pattes dessinées 35 jours après l'opération.

On voit qu'en dehors des deux premiers individus, chez lesquels

ni la grandeur, ni la forme du régénérat n'ont varié, les trois autres présentent une augmentation assez marquée du volume du régénérat, la différenciation en doigts continuant à s'effectuer normalement.

Les pattes droites ont évolué sans qu'il soit possible de décéler la moindre action de traumatisme.

3° *Série C VI c.* 6 *Triton alpestris*, amputés le 4 avril, subissent la résection du plexus brachial gauche le 23 juin 1921. A ce moment, 80 jours après l'amputation, comme le montre la première rangée de la fig. 74, les régénérats sont volumineux et les doigts parfaitement définis. La deuxième rangée de la figure montre

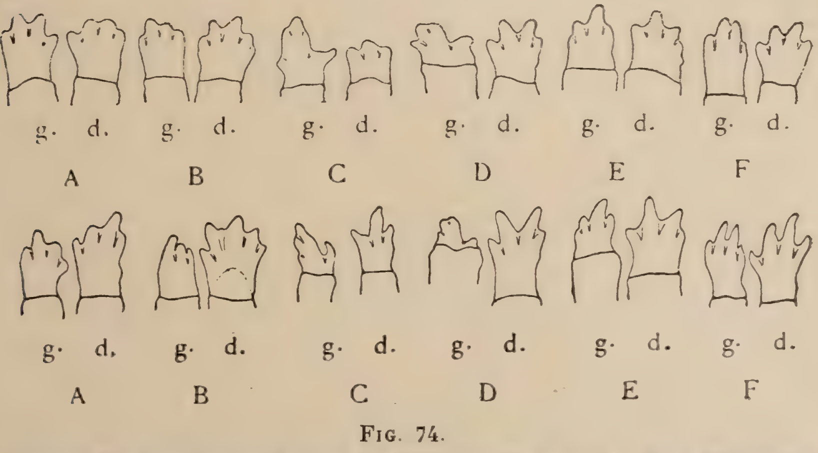


Fig. 74.

Dessins des deux pattes de tous les individus de la série C VI *c.* 1re rangée: au moment de l'opération; 2me rangée: 35 jours après la résection du plexus.

l'état de ces régénérats, 35 jours après la suppression de l'innervation et l'on assiste ici à une diminution du volume des régénérats privés d'innervation, qui semble être certaine et générale. Il n'y a guère que le cas F qui prête à équivoque. Par contre, la différenciation des régénérats a beaucoup progressé et l'on remarquera que partout les doigts se sont individualisés. La réduction dans la taille des deux régénérats monstrueux (C et D) est particulièrement intéressante. Dans un cas, cependant, la morphologie du régénérat, qui correspondait à une patte normale au moment de l'opération (B), subit une modification aboutissant à une main à trois doigts seulement.

3° *Série C VI d.* 6 *Triton alpestris*, à régénérats âgés également de 80 jours, sont opérés à la même date que précédemment et subissent du côté droit le même traumatisme opératoire. L'état des régénérats à ce moment est visible dans la première rangée de la fig. 75. La deuxième rangée montre, 35 jours après l'opé-

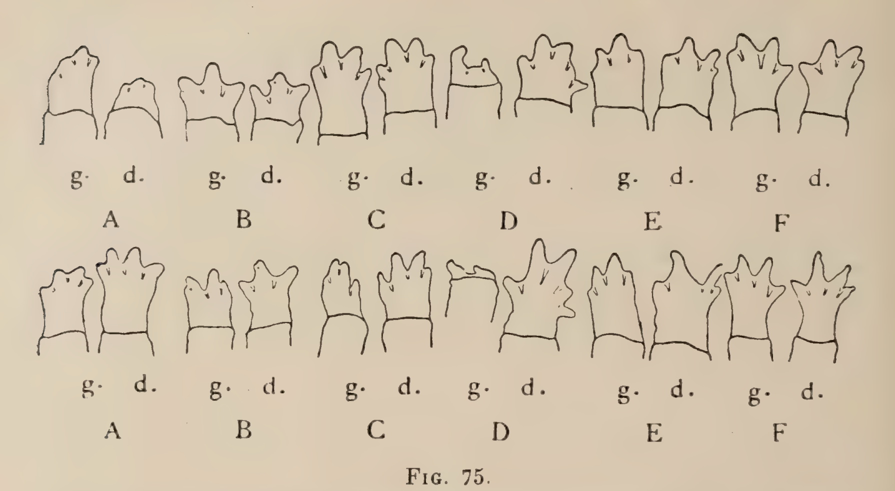


Fig. 75.

Dessins des deux pattes de tous les individus de la série C VI *d*. 1re rangée: au moment de l'opération; 2me rangée: 35 jours après la suppression de l'innervation.

ration, une diminution certaine du volume des régénérats opérés, dans deux cas (C et D), un état stationnaire dans un cas (A), une augmentation indiscutable chez l'individu E, et enfin, des remaniements de forme qui ne permettent pas de préciser s'il y a eu augmentation, dans deux cas (B et F). Si, en effet, dans ces deux derniers cas, on constate un allongement certain du régénérat, son rétrécissement à la base n'en est pas moins indiscutable, de sorte qu'il est possible que le volume soit resté constant. Pour ce qui concerne les pattes droites, elles n'ont pas été plus affectées par le traumatisme opératoire que dans la sous-série C VI b.

En résumé, sur les 25 individus de cette série on observe:

1° une diminution du volume ou un état stationnaire pendant un mois au moins, dans 16 cas;

2° une augmentation indéniable de ce volume pendant les pre-

miers 35 jours après l'amputation dans 9 cas, alors qu'il ne peut être question d'un rétablissement de l'innervation;

3° les doigts étant déjà parfaitement formés au moment de la suppression de l'innervation ou les anomalies de forme déjà déterminées, les modifications morphologiques produites par la suppression de l'innervation, sont nulles ou peu profondes. Deux cas seulement témoignent d'un changement survenu dans la morphologie du régénérat, et encore ces modifications sont-elles peu marquées. Dans tous les autres cas, les régénérats gauches ont continué à évoluer tout à fait normalement.

§ 7. *Récapitulation des résultats des séries C.*

Si l'on récapitule l'ensemble des résultats obtenus dans les séries C, sur les 93 individus observés, on constate:

a) Au point de vue du volume du régénérat sans préoccupation de la forme:

1° L'interruption de l'innervation sur un régénérat non encore constitué macroscopiquement interrompt immédiatement toute régénération et l'ébauche du régénérat sous forme d'un bourgeon n'est même pas constituée, tous les individus (8 cas) se cicatrisant comme lors des amputations faites simultanément avec la suppression de l'innervation.

2° La suppression de l'innervation sur des régénérats macroscopiquement visibles, mais jeunes et mous, entraîne, dans tous les cas, un arrêt de croissance. La majorité des cas (6 sur 10) montre même une diminution de volume du régénérat, qui se traduit par une disparition complète et définitive du bourgeon de régénération. Les 4 autres individus reprennent leur poussée régénérative à partir du 50me jour qui suit la suppression de l'innervation.

3° La suppression de l'innervation sur des bourgeons de régénération âgés entraîne également un arrêt de croissance marqué, accompagné, dans tous les cas (5), d'une diminution de taille. Deux mois après, la poussée régénérative reprend.

4° La suppression de l'innervation sur des régénérats au stade de palette de régénération, sans différenciation morphologique, détermine l'arrêt de toute poussée nouvelle pendant 30 jours au

minimum. Cet arrêt est également accompagné d'une diminution de taille dans tous les cas (31).

La reprise du pouvoir régénérateur se fait normalement au bout de 40 à 50 jours (30 à 35 jours après l'amputation dans des cas exceptionnels).

5° La suppression de l'innervation, sur des régénérats déjà âgés et présentant une différenciation morphologique visible, montre un arrêt de croissance dans 13 cas sur 15, pendant 30 jours au moins. Dans deux cas cependant, il y a eu une augmentation indiscutable du volume du régénérat à une époque (20 jours après l'amputation) où la régénération des nerfs du plexus réséqué (et contrôlés par un examen anatomique adéquat) ne saurait être invoquée comme cause de cet accroissement.

Dans les autres cas, la reprise de croissance se fait plus tardivement que dans les deux cas mentionnés, mais plus précocement que dans les séries précédentes, et a lieu en moyenne 35 à 40 jours après la suppression de l'innervation.

6° La suppression de l'innervation sur des régénérats âgés et morphologiquement très bien déterminés (doigts formés et en train de s'individualiser) ne produit un arrêt certain de la croissance que dans 16 cas sur 25 pendant les 30 à 35 premiers jours.

Dans 9 cas, il y eut une augmentation certaine du volume des régénérats pendant ce temps, bien que les conditions expérimentales aient été partout identiques et vérifiées par un examen anatomique.

La reprise de croissance dans les 16 autres cas est générale, 30 à 35 jours après la suppression de l'innervation.

b) Si nous envisageons *les résultats au point de vue de la réalisation de la forme des régénérats opérés*, on observe que:

1° Les régénérats étant parfaitement indéterminés dans les 3 premières séries, aucune conclusion ne peut être tirée de la réalisation d'une morphologie s'établissant après la reconstitution de l'innervation. Ces séries rentrent purement et simplement dans les cas de régénération tardive, signalés à propos des séries A et B.

2° Dans les cas où le régénérat forme déjà une ébauche aplatie dorso-ventralement (stade palette), mais où les sillons des doigts ne sont pas encore indiqués, les processus ultérieurs ont été, par contre, profondément troublés par la suppression de l'innervation.

Tandis que le régénérat cesse de s'accroître, son évolution normale suit son cours; il se pigmente, vieillit rapidement et surtout la différenciation morphologique apparaît. Cette différenciation, faite sur un territoire incapable de s'accroître, aboutit alors à des formations monstrueuses (mains à nombre de doigts réduits dans 31 cas sur 31).

3° La même intervention opératoire, faite sur un régénérat morphologiquement plus âgé et où les ébauches digitales ont déjà apparu, ne modifie plus la forme du régénérat que dans 4 cas sur 15 (avec certitude). Dans deux cas, l'évolution morphologique aberrante semble être due à quelque lésion du régénérat.

4° La suppression de l'innervation, pratiquée sur des régénérats déjà âgés et morphologiquement très avancés, ne change la morphologie déjà acquise au moment de l'opération que dans 2 cas sur 25, et ceci d'une façon seulement très légère.

c) *Les interventions opératoires*, faites sur le côté témoin, sans lésion du plexus, en vue d'étudier l'effet du traumatisme sur des stades jeunes, n'ont donné aucun résultat perceptible, les côtés droits continuant à régénérer dans tous les cas (26), tout à fait normalement.

§ 8. *Discussion.*

a) *Discussion des faits relatifs à la reprise du pouvoir régénérateur dans les séries* C.

La récapitulation des faits montre que dans les séries C II et C III la reprise du pouvoir régénérateur s'effectue 50 à 60 jours après la résection du plexus. Cette reprise se manifeste exceptionnellement déjà 25 jours après la suppression de l'innervation, dans le cas de la série C IV, tandis que dans les séries C V et C VI, cette durée devient la règle.

Or, les faits relatés dans le chapitre I (séries A) nous ont appris que la reprise du pouvoir régénérateur, pour le niveau de résection du plexus *a b–a' b'* et le niveau d'amputation A B, s'effectue après un arrêt de 60 à 75 jours en moyenne. Le niveau de résection du plexus brachial dans les séries C étant aussi *a b–a' b'* et le niveau d'amputation AB, il semble, au premier abord, troublant d'apprendre que la poussée régénérative peut reprendre, dans ce cas,

après un simple arrêt de 30 à 35 jours. D'autre part, on ne s'explique pas la différence entre les délais d'apparition du pouvoir régénérateur, d'une part dans les 3 premières séries (60 jours en moyenne) et, d'autre part, dans les 3 dernières (30 à 35 jours).

Si, cependant, nous nous reportons à la discussion relative au résultat des séries A et B, on voit que j'ai dû alors faire appel à la notion du *temps total* nécessaire pour la manifestation de la régénération, pour un niveau donné de section des nerfs et un niveau donné d'amputation des pattes. Dans le cas des séries à niveaux *a b*–A B ce temps est égal à 60 à 65 jours.

J'ai été amené à décomposer ce temps total en 2 fractions:

1° Le temps *de latence*, nécessité par l'élaboration du matériel nécessaire à la régénération normale et que l'on peut mesurer du côté témoin par l'intervalle entre le moment de l'amputation et celui de la première manifestation extérieurement visible du pouvoir régénérateur;

2° le *temps de récupération* du pouvoir régénérateur qui est égal au temps total moins le temps de latence et qui paraît bien correspondre à la durée de la régénération des nerfs eux-mêmes.

Dans les séries C, effectuées soit au printemps, soit en été, le temps de latence étant de 25 jours, le temps de récupération doit être de 35 à 40 jours (60 à 65 moins 25).

Or, le temps de latence n'a pas à intervenir dans les séries C IV à VI, puisque, au moment de la section des nerfs, le matériel formateur est déjà réalisé et la régénération en train. Le retard doit correspondre uniquement au temps de récupération et l'on constate, en effet, que c'est au bout de 35 jours que la régénération reprend sa poussée primitive.

En ce qui concerne les autres séries C I, C II, C III, et une partie de la série C IV, dans lesquelles la récupération de la régénération est plus tardive, bien que celle-ci ait été déjà en train, il faut pour comprendre ce qui a dû se passer, tenir compte des phénomènes de régression présentés par les bourgeons de régénération. Ceux-ci diminuent de taille, de consistance, de couleur et subissent une involution qui, dans 6 cas sur 10, amène la disparition du bourgeon de régénération.

Lorsqu'au bout du temps requis pour le rétablissement de l'innervation (35 à 40 jours), les nerfs sont arrivés dans le territoire du bourgeon, tout est à recommencer. Pour qu'une régéné-

ration devienne à nouveau macroscopiquement visible, il doit y avoir élaboration d'un tissu nouveau. De tels cas sont, somme toute, identiques à ce que l'on observe lors d'une interruption de l'innervation avec amputation simultanée.

Sans doute, cette explication est en partie hypothétique. Pour la vérifier il faudrait entreprendre une étude histologique. Toutefois, une longue habitude du matériel étudié, l'examen journalier de toutes sortes de phases de la régénération chez le Triton, m'ont persuadé que l'explication précédente est vraisemblable. La nouvelle régénération n'utilise plus les tissus précédemment formés, mais représente les effets d'une nouvelle poussée régénérative, indépendante de la première.

S'il est encore relativement facile de rendre compte des écarts observés dans la reprise du pouvoir régénérateur, il est très malaisé d'expliquer les cas exceptionnels qui ont été rencontrés. Dans 11 cas, en effet, une augmentation certaine du volume du régénérat a été observée avant même le délai minimum de 35 jours.

Le fait que le nombre des cas exceptionnels augmente avec l'âge et l'état d'évolution des régénérats, semble indiquer que la cause de ce phénomène paradoxal est à rechercher plutôt dans l'état du régénérat que dans une question d'innervation.

Il est hors de doute que, même sans innervation, les régénérats avancés continuent à évoluer, subissent des remaniements, changent de forme et, peut-être même, augmentent de masse.

Comme pour les cas exceptionnels signalés dans la deuxième partie de ce mémoire, dans lesquels j'ai observé une reprise du pouvoir régénérateur malgré une absence de l'innervation anatomiquement constatable, on pourrait ici aussi invoquer des changements intrinsèques dans les tissus de la patte dont la nature nous échappe encore entièrement.

b) *Discussion des faits relatifs à la morphologie des régénérats obtenus.*

Un premier fait se dégage de l'observation de presque toutes les séries C envisagées. Les régénérats sans innervation ne sont pas des masses de cellules inertes, mais continuent à être le siège d'un métabolisme interne intense, qui les fait vieillir, changer de forme et de couleur et passer ainsi par toutes les phases qui caractérisent l'évolution d'un régénérat normal. Il semble certain que les changements en question sont précipités, plus rapides que normalement,

et que, de ce fait, ils sont liés à l'état dans lequel se trouvait le régénérat au moment de la suppression de l'innervation, puisque, dans la règle, ce régénérat est incapable de s'accroître. En d'autres mots, la différenciation morphologique se produit ici indépendamment de l'innervation.

Suivant l'état du régénérat au moment de la suppression de l'innervation, 3 cas peuvent se présenter:

1° Lorsqu'on supprime l'innervation à un stade trop jeune (bourgeon de régénération), qui n'est alors qu'une simple masse cellulaire non différenciée, l'absence de l'innervation se traduit par un arrêt de croissance accompagné de phénomènes regressifs qui rendent impossible toute différenciation morpholgique. Cette absence de différenciation se prolonge jusqu'à ce que le rétablissement de l'innervation ait permis la formation de nouvelles masses cellulaires, aux dépens desquelles la différenciation ultérieure s'opère (séries C II et C III).

2° L'innervation supprimée à des stades plus avancés, constitués par des régénérats aplatis dorso-ventralement, mais sans que la future morphologie soit encore indiquée (palette non différenciée), entraîne des modifications profondes dans ces jeunes ébauches. Dans tous les cas, la différenciation en ébauches digitales se dessine plus précocement que du côté témoin, mais, dans tous les cas également, cette différenciation prématurée aboutit à une main ectrodactyle, à 1, 2 ou 3 doigts.

Cette différenciation aux dépens d'ébauches restées petites suggère l'idée que la morphologie dépend en partie de la masse du régénérat. Cette idée fut clairement exprimée par E. Guyénot et O. Schotté en 1923: « Toutes les fois que, par divers artifices expérimentaux, un bourgeon de régénération est condamné à évoluer sans pouvoir atteindre sa masse normale, il aboutit à une morphologie incomplète. Tout se passe comme si une quantité définie de tissus formateurs ne pouvait donner naissance qu'à un nombre défini de parties digitales.

« On ne voit pas apparaître de mécanisme régulateur, par lequel le nombre normal des parties aurait été conservé, grâce à une réduction générale des dimensions, ce qui serait le cas si le bourgeon réduit aboutissait à la production d'une main en miniature, mais complète. La différenciation du régénérat ne résulte pas d'une sorte de tendance interne et fatale vers une morphologie

équilibrée, mais est fonction directe de la quantité de matériel disponible. »

3° L'innervation supprimée, lors de régénérats plus avancés, déjà morphologiquement déterminés, conduit à des résultats bien différents. Sur un ensemble de 40 cas (séries C V et C VI), 6 seulement ont témoigné d'un remaniement structural qui a fait aboutir le régénérat à une forme différente de celle à laquelle la différenciation, visible au moment de la suppression de l'innervation, semblait le destiner. Cette difficulté de remaniement d'une structure établie avant la suppression de l'innervation va grandissant avec l'âge du régénérat et, lorsque ce remaniement se produit sur des régénérats âgés de plus de 2 mois, par exemple, les transformations ultérieures qui se produisent sont peu importantes.

A ce point de vue, certains cas similaires, rapportés par P. Weiss, témoignant d'un remaniement survenu à des stades morphologiquement très avancés, semblent bien être dus plutôt à des remaniements post-traumatiques, tels qu'on les rencontre dans les 3 cas que j'ai signalés, qu'à des remaniements réguliers, semblables à ceux qui se rencontrent après suppression de l'innervation de régénérats plus jeunes et non lésés.

§ 9. *Conclusion.*

Il résulte des faits, et de la discussion dont ils ont été l'objet, que la suppression de l'innervation pratiquée sur les pattes antérieures, amputées dans le zeugopode 10, 20, 40, 60 et 80 jours avant la résection du plexus, produit les effets suivants :

1° Il se produit un arrêt de toute croissance dans 82 cas sur 93. Cet arrêt de croissance des régénérats est accompagné, dans la règle, d'une diminution de volume et de phénomènes régressifs qui peuvent entraîner la disparition totale des régénérats déjà formés lorsque ceux-ci sont encore jeunes.

2° 11 cas sur 93 font exception au comportement général et ont présenté soit une augmentation immédiate du volume, soit une reprise de la poussée régénérative précoce, avant que le rétablissement de l'innervation par régénération des nerfs réséqués ait pu se produire.

3° Après un arrêt de croissance de 60 jours en moyenne pour les séries C I à C III, de 35 jours en moyenne pour les 3 séries suivantes,

une reprise de la poussée régénérative a pu être observée dans la grande majorité des cas.

4º Dans les 3 premières séries, l'interruption de l'innervation a pu entraîner la disparition du régénérat primitif, indiquée par les phénomènes visibles de régression; lors du retour de l'innervation, il se produit une nouvelle poussée régénérative, si bien que ces cas se ramènent à ce qui se passe lorsque l'amputation et la suppression de l'innervation ont été pratiquées simultanément (séries A).

5º Dans les séries C IV à C VI par contre, les régénérats étant présents et déjà trop grands pour être résorbés, la reprise du pouvoir régénérateur coïncide réellement avec la fin de la régénération des nerfs. Les observations des séries A et B nous ayant appris que cette régénération nécessitait, pour les distances considérées, une durée moyenne de 35 à 40 jours, ce temps se trouve représenter le temps réel de la reprise du pouvoir régénérateur dans les cas où le temps de latence est supprimé. Les observations des séries C constituent ainsi une nouvelle confirmation des faits rapportés dans les séries A et B.

6º Les faits de remaniements de la forme primitive des régénérats, et qui aboutissent à la réalisation d'une morphologie anormale et insuffisante, suggèrent l'idée que la différenciation morphologique des régénérats est indépendante de leur innervation.

7º C'est la masse des régénérats, arrêtés dans leur croissance par la suppression de l'innervation, qui semble être le facteur essentiel dans la morphogénèse ultérieure des régénérats (E. Guyénot et O. Schotté).

8º Le fait de l'indépendance de l'évolution morphologique du régénérat vis-à-vis de son innervation semble constituer un argument excluant l'idée d'une action morphogène du système nerveux sur la régénération. Cette constatation n'a cependant qu'une valeur temporaire et sera envisagée à nouveau, à l'aide d'expériences adéquates, dans un prochain mémoire.

9º Les faits exceptionnels d'augmentation de volume des régénérats dans la période où ceux-ci sont certainement privés d'innervation, les faits de changements de volume, de forme, ceux de différenciation et de vieillissement accompagné de pigmentation, constituent autant de preuves que la suppression de l'innervation des régénérats déjà avancés ne paralyse pas nécessairement leur évolution interne. Bien au contraire, ils semblent être le siège

d'activités précipitées se traduisant par des réalisations morphologiques trop hâtives et, de ce fait, souvent incomplètes et monstrueuses.

10° L'influence générale du système nerveux sur la régénération s'est manifestée dans 82 cas sur 93, les 11 autres cas présentant des exceptions qui doivent être mises sur le compte de possibilités de régulation résidant dans les tissus des régénérats eux-mêmes et qui, actuellement, ne sauraient être expliquées d'une façon satisfaisante.

Résumé et Conclusions.

A. Action globale des nerfs sur la régénération normale.

I. Laissant de côté, dans ce travail, l'action de telle ou telle sorte de nerfs dans la régénération, j'ai cherché à établir quelle influence exerce la suppression *globale* de l'innervation (motrice, sensitive et sympathique) sur la régénération des pattes de Tritons.

La méthode a consisté dans la section ou la résection du plexus brachial ou du plexus crural, dans leur totalité. Cette opération nécessitait une intervention aseptique et des soins post-opératoires dont le détail est indiqué dans le chapitre correspondant.

II. Dans une première série, il a été pratiqué simultanément sur 276 animaux (246 pattes antérieures et 30 pattes postérieures) la résection du plexus du côté gauche et l'amputation à un même niveau des deux pattes, celle de droite servant de témoin individuel. Tandis que, dans tous les cas sans exception, la patte témoin a régénéré normalement, la patte gauche privée d'innervation a toujours présenté soit une absence durable de la régénération, soit un retard considérable par rapport à la patte témoin.

III. Les opérations faites sur 33 larves jeunes (20 à 30^{mm}) de Tritons et de Salamandres, consistant dans l'amputation des pattes avec résection simultanée du plexus d'un côté, ont fourni des résultats identiques. Ces résultats ont permis de conclure que la régénération à l'état larvaire et à l'état adulte relève d'un même déterminisme et la croyance générale, d'après laquelle il existerait une différence fondamentale dans la régénération dans ces deux phases de la vie d'un organisme s'est révélée erronnée.

Simultanément, ces résultats m'ont permis d'admettre que la période de « différenciation organogénétique » de W. Roux, où la régénération serait indépendante du système nerveux, ne pouvait être la période « *larvaire* », mais devait correspondre à un stade « *embryonnaire* », dont le degré d'évolution ontogénétique resterait à déterminer.

IV. Cette action des nerfs sur la régénération ressort encore des expériences (189 cas) dans lesquelles les amputations n'ont été faites qu'un certain temps (10, 20, 30, 40, 60, 75 et 100 jours) après la résection du plexus.

V. Cette action se dégage de même des expériences (93 cas) dans lesquelles, inversement, la résection du plexus n'a été effectuée qu'un certain temps (10, 20, 40, 60 et 80 jours) après les amputations. Il en ressort que le système nerveux intervient non seulement dans la mise en train des processus régénératifs, mais aussi dans leur continuation.

VI. Globalement, en faisant la sommation de toutes ces expériences, on voit que, dans l'ensemble de ces cas, se montant à 591 individus, l'influence du système nerveux sur la régénération a été mise hors de doute.

VII. L'absence durable ou temporaire de régénération ne peut être mise que sur le compte de la suppression de l'innervation, car une série d'expériences de contrôle ont montré que le traumatisme seul, si grave soit-il, n'exerce aucune action comparable, tant que les nerfs sont conservés dans leur intégrité. L'hypothèse de l'action des traumatismes, émise par Goldfarb, se trouve ainsi éliminée, des résections d'importants vaisseaux n'ayant également exercé aucune action sur la marche normale de la régénération.

B. Reprise du pouvoir régénérateur après section des nerfs.

VIII. Il faut distinguer, dans les phénomènes consécutifs à la suppression de l'innervation, deux sortes de cas : *a*) la perte définitive du pouvoir régénérateur qui sera envisagée plus loin ; *b*) la reprise de ce pouvoir après un retard variable, mais constant pour des conditions données.

IX. Ce retard dépend, en premier lieu, de la *saison*, la vitesse de régénération et la vitesse de récupération du pouvoir régénérateur étant, toutes choses égales d'ailleurs, maximum en été, minimum en hiver.

X. A une même saison et pour un même niveau d'amputation de la patte, la récupération du pouvoir régénérateur est d'autant

plus rapide que les nerfs ont été sectionnés plus proximalement. Inversement, à une même saison et pour un même niveau de section nerveuse, ce pouvoir régénérateur réapparait d'autant plus précocement que l'amputation est plus proximale. Autrement dit, *la vitesse de retour à la régénération est fonction de la distance entre le niveau de section nerveuse et le niveau d'amputation.*

XI. Cette relation suggère l'hypothèse que le retour à la régénération coïncide avec la restauration, par régénération propre des axones, des nerfs sectionnés ou réséqués. La vitesse de ce retour, comme celle de la régénération des axones, est fonction de la saison.

XII. Si la récupération du pouvoir régénérateur dépend de la régénération des nerfs réséqués, il s'en suit que le résultat doit être différent, suivant que l'amputation est pratiquée avec un retard faible ou grand par rapport au moment de la section nerveuse.

Les expériences montrent en effet (séries A) que, lors d'amputations simultanées, il faut, dans les conditions données, un temps égal à N jours pour que la régénération réapparaisse. Dans le cas d'amputations retardées (séries B), la régénération s'observe après un temps qui est égal à N–10, N–20, . . ., N–100 jours, selon que l'amputation a été pratiquée 10, 20, . ., 100 jours après la section nerveuse. Quand on ampute postérieurement au temps N, les nerfs ont eu le temps de régénérer et tout se passe comme s'ils n'avaient pas été sectionnés.

XIII. Ce temps N est lui-même formé de deux éléments: 1° un *temps de latence* existant également du côté témoin et qui s'écoule entre le moment de l'amputation et celui où commence la première manifestation visible de la régénération; 2° un *temps de récupération* qui est, comme nous avons pu le voir, fonction de la distance entre le niveau d'amputation et celui de section nerveuse et qui correspond vraisemblablement à celui nécessité pour la régénération des nerfs eux-mêmes.

Si l'on pratique d'abord l'amputation, puis la section nerveuse, on obtient les résultats suivants:

a) Dans le cas où la section nerveuse est faite peu après l'amputation (10, 20 et éventuellement 40 jours), la régénération étant encore invisible ou à peine ébauchée, le bourgeon élaboré paraît se résorber ou disparaître. Il faut qu'après reconstitution des nerfs

une nouvelle poussée régénérative se fasse, et le temps nécessité est alors le temps N (temps de latence, plus temps de récupération).

b) Dans le cas où la section nerveuse est faite plus tardivement, alors que le régénérat est déjà fortement différencié, le temps de latence n'est plus à prendre en considération, parce que le régénérat déjà formé subsiste, et il faut attendre seulement que se soit écoulé le temps de récupération, pour que la poussée régénérative reprenne.

Il y a là un faisceau de faits qui concourent tous à mettre en relief l'hypothèse d'après laquelle la récupération du pouvoir régénérateur, après section des nerfs, dépend de la néoformation des axones et de leur arrivée au niveau qui doit régénérer.

C. Vérifications physiologiques et anatomiques.

XIV. Contrairement aux prévisions, ni les vérifications physiologiques, d'ailleurs difficiles et peu adéquates, ni les vérifications anatomiques n'ont paru d'abord apporter une confirmation de la relation constituant l'hypothèse précédente. L'examen anatomique effectué au hasard sur 135 animaux a montré, pratiquement, autant de coïncidences (absence de nerfs régénérés, absence de régénération; reconstitution de l'innervation et régénération de la patte) que de discordances correspondant aux deux cas inverses.

XV. Si l'on examine d'abord la première discordance dans laquelle il y a régénération des nerfs sans régénération de la patte, on constate:

a) Qu'une notable partie de ces cas s'explique par l'obstacle mécanique, créé par une cicatrice résistante s'opposant à la sortie tardive du bourgeon de régénération. En effet, dans les cas où l'amputation a été retardée, le pourcentage d'animaux réfractaires à la régénération est d'autant plus petit que l'amputation a été faite plus tardivement, c'est-à-dire qu'il s'est écoulé moins de temps pendant lequel, par suite de l'absence d'innervation, la cicatrice a eu la possibilité de s'établir. D'autre part, les nouvelles amputations (réamputations), en enlevant la cicatrice, permettent la régénération d'un fort pourcentage (75 %) des animaux qui primitivement n'avaient pas régénéré. Ainsi s'explique le fait que si l'on ne pratique la vérification anatomique qu'après les résultats de

cette nouvelle amputation, le nombre des discordances se trouve très diminué.

b) Une autre catégorie de cas parait liée à une reconstitution très tardive des conditions nécessaires d'innervation, comme le montre le pourcentage croissant des coïncidences après une, deux ou plusieurs réamputations.

c) Il reste enfin quelques cas exceptionnels (9 sur 207 examinés) dans lesquels, malgré la présence d'un plexus régénéré, en tout ou en partie, la régénération continue à ne pas se manifester. On peut penser soit à une innervation inadéquate (absence de certaines catégories de fibres, terminaisons anormales, etc.), soit à un vieillissement définitif des tissus, consécutif lui-même aux transformations (dégénérescence, phagocytose) ayant suivi la perte de l'innervation.

XVI. Si l'on examine les discordances de la deuxième catégorie, dans lesquelles il y a régénération, malgré l'absence de régénération du plexus, on constate d'abord que ce sont des cas exceptionnels peu nombreux (17 en tout sur 207 examinés). Pour les expliquer, on peut songer à une régénération élective de fibres amyéliniques sympathiques, invisibles à la dissection, et qui sont, comme je l'ai montré dans un autre travail, l'élément nerveux essentiel pour la régénération. Ce qui confirme cette interprétation est le fait que le nettoyage de la région du plexus, bien que n'intéressant pas de fibres visibles, entraîne à nouveau l'inhibition de la régénération (série N S p. 165). Par ailleurs, on pourrait aussi invoquer une évolution propre des tissus échappant à la longue à leur corrélation primitive et devenant, de ce fait, indépendants du système nerveux. En tous cas, les expériences de contrôle ont montré qu'on ne pouvait attribuer ces résultats à l'action d'une innervation collatérale.

De ces exceptions, il faut rapprocher celles observées dans les séries C (section nerveuse retardée) chez lesquelles dans 11 animaux sur 93 la régénération commencée et déjà avancée a continué, comme si les nerfs n'avaient pas été sectionnés.

XVII. Ces faits contradictoires montrent que si les corrélations nerveuses sont indispensables pour la mise en train de la régénération dans les conditions normales, cette relation peut présenter des exceptions, soit lorsque la régénération est déjà commencée

et fort avancée, soit lors de la reprise tardive du pouvoir régénérateur inhibé par une première suppression de l'innervation. Il est probable que ces deux problèmes ne sont pas identiques et que leurs données diffèrent en ce qui concerne les conditions internes. Ceci ne saurait diminuer, par contre, la valeur des résultats établis en ce qui concerne la nécessité de la présence de l'innervation pour la régénération initiale, normale.

D. Morphologie des régénérats.

XVIII. Bien que j'aie effectué une étude de la relation entre cette morphologie et l'innervation au moyen de sections partielles des nerfs et dont les résultats ont été précédemment publiés en partie, je n'envisage ici que les anomalies observées dans le cas où la section nerveuse était retardée par rapport à l'amputation. Les deux sortes d'interventions conduisent d'ailleurs aux mêmes conclusions.

Lorsque la section nerveuse est pratiquée sur un animal dont le régénérat est déjà en voie de différenciation, il se fait, pourvu que son évolution ne soit pas trop avancée et irréversible, un remaniement du régénérat traduit par des modifications de sa forme, des rapports de ses axes, de sa coloration, tandis que la croissance est complètement inhibée. Le régénérat continuant à se différencier sans s'accroître, le remaniement aboutit à une morphologie incomplète, caractérisée par l'absence d'un ou de plusieurs doigts. Il y a là un nouvel exemple de *la loi de l'indépendance entre la croissance et la différenciation* établie par P. de Giorgi. D'autre part, tout se passe comme si la masse du régénérat cessant de s'accroître, la réalisation morphologique était fonction de cette masse restée insuffisante. Ces faits sont en accord avec *la relation entre la masse du régénérat et sa différenciation morphologique*, signalée par E. Guyénot et O. Schotté.

XIX. Ces faits sont, par contre, en opposition avec l'idée que le système nerveux exercerait sur la différenciation des régénérats une action morphogène spécifique.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

Nota. — Pour les travaux des auteurs du XVIIIe siècle, à savoir Schæffer, Roos ou Rose, Lavoisier, Voltaire, Müller O.-F., Scarella et Pusini, Troilo, Charles Bonnet, Adanson, Sénebier, Wartel, Schrœter, Valmont de Bomare, Cotte, Presciani, Abildgaard, Pratolongo, Girardi, Schweigger, cités à propos de la célèbre querelle sur la régénération de la tête de l'Escargot, je renvoie au mémoire de Justus Carrière (1880), n'ayant pas fait moi-même une étude bibliographique spéciale sur ce sujet qui, aujourd'hui, ne présente plus qu'un intérêt historique.

A. Système nerveux et régénération chez les Invertébrés.

1907. Carlgren, O. *Zur Regeneration von Prostoma duj. (Tetrastemma ehrenbergii).* Zoologische Studien Tullberg.

1880. Carrière, J. *Studien über die Regenerationserscheinungen bei den Wirbellosen. I. Die Regeneration bei den Pulmonaten.* Würzburg.

1875. Caullery, M. *Contribution à l'étude des Ascidiens composés.* Bull. scient. France et Belgique. Vol. 27.

1907. Cerny, A. *Versuche über Regeneration bei Süsswasser- und Nachtschnecken.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 23.

1902. Driesch, H. *Studien über das Regulationsvermögen der Organismen. VI. Die Restitution der Clavellina lepadiformis.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 14.

1904. Child, Ch.-M. *The relation between the central Nervous System and Regulation in Leptoplana.* Journ. experim. Zool. Vol. 1.

1905. — *The positions and proportions of Parts during Regulation in Cestoplana in the Absence of the Cephalic Ganglia.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 20.

1906. — *The Relation between Functional Regulation and Formregulation.* Journ. experim. Zool. Vol. 3.

1872. Giard. A. *Recherches sur les Ascidies composés ou synascidies.* Arch. Zool. expérim. Vol. 1.

1909. Goldfarb, A.-J. *The influence of the nervous System in Regeneration.* Journ. experim. Zool. Vol. 7.

1914. Hankó, B. *Ueber das Regenerationsvermögen und die Regeneration verschiedener Organe von Nassa mutabilis.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 38.

1896 à 1916. Herbst, C. *Ueber die Regeneration von antennenähnlichen Organen an Stelle von Augen.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 2 (1896); Vol. 9 (1899); Vol. 13 (1901); Vol. 30 (1910); Vol. 42 (1916).

1901. — *Formative Reize in der tierischen Ontogenese.* Leipzig.
1914. Hirschler, J. *Ueber die Restitutions- und Involutionsvorgänge bei operierten Exemplaren von Ciona intestinalis. Flem., nebst Bemerkungen über den Wert des Negativen für das Potenzproblem.* Arch. f. mikrosk. Anatomie Vol. 85.
1913. Janda, V. *Fühlerähnliche Heteromorphosen an Stelle von Augen bei Stylopyga orientalis und Tenebrio molitor.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 36.
1898. King, Mlle H. D. *Regeneration in Asterias vulgaris.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 7 et 8.
1900. — *Further Studies on Regeneration in Asterias vulgaris.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 9.
1915. König, E. *Die Regeneration des Auges bei Arion empiricorum.* Arch. f. mikrosk. Anatomie. Vol. 86.
1923. Kopeć, S. *The influence of the nervous system on the development and regeneration of muscles and integument in insects.* Journ. experim. Zool. Vol. 37.
1913. Križenecky, J. *Ueber Restitutionserscheinungen an Stelle von Augen bei Tenebrio-Larven nach Zerstörung der optischen Ganglien.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 37.
1900. Lillie, F. R. *Notes on Regeneration and Regulation in Planarians.* Americ. Journ. Phys. Vol. 6.
1914. Lloyd, D. J. *The influence of the Position of the cut open regeneration in Gunda ulvae.* Proc. R. Soc. London. Ser. B. Vol. 87.
1920. Mikhaïeoff, S. *Influence de l'ablation des centres nerveux sur la régénération des organes innervés par les centres.* Bull. Inst. océan. Monaco. N° 376.
1900. Monti, R. *La rigenerazione nelle Planarie marine.* Mem. Inst. Lomb. Milano. Vol. 19.
1900. — *Studii sperimentali sulla rigenerazione nei Rhabdoceli marini (Plagiostoma girardii).* Rend. Inst. Lomb. Scienza. Milano. Vol. 33.
1905. Morgan, Lilian V. *Incomplete Anterior Regeneration in the Absence of the Brain in Leptoplana littoralis.*. Biol. Bull. Vol. 9.
1902. Morgan, Th. H. *Experimental studies of the internal factors of Regeneration in the Earthworm.* Arch. Entw.-Mech. Vol. 14.
1912. Morgulis, S. *Beiträge zur Regenerationsphysiologie.* Pflügers Arch. ges. Phys. Vol. 143.
1909. Nussbaum, J. *Beiträge zur Frage über die Abhängigkeit der Regeneration vom Nervensystem bei Nereis diversicolor.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 25.
1922. Olmsted, J. M. D. *The role of the nervous system in the regeneration of polyclad Turbellaria.* Journ. exper. Zool. Vol. 36.
1901. Przibram, H. *Experimentelle Studien über Regeneration.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 11.
1768. Spallanzani. *Programme ou précis d'un ouvrage sur les reproductions animales.* Genève.

1907. Steele, M. J. *Regeneration in Compound Eyes of Crustacea.* Journ. exper. Zool. Vol. 5.
1911. Techow, G. *Regeneration der Augenfühler bei Wasser- und Landpulmonaten.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 31.

B. Régénération et système nerveux chez les Batraciens.

1901. Barfurth, D. *Ist die Regeneration vom Nervensystem abhängig ?* (Nach eigenen und nach Versuchen von Rubin). Sitz. Ber. naturf. Ges. Rostock und Verh. anat. Gesellschaft.
1921. Anders, H. E. *Die entwicklungsmechanische Bedeutung der Doppelbildungen nebst Untersuchungen über den Einfluss des Zentralnervensystems auf die quergestreifte Muskulatur des Embryo.* Arch. f. Entw. Mech. Vol. 47.
1924. De Giorgi. *Les potentialités des régénérats chez Salamandra maculosa.* Rev. suisss Zool. Vol. 31.
1904. Godlewski, E. *Der Einfluss des Zentralnervensystems auf die Regeneration bei Tritonen.* C. R. 6me Congrès intern. Zool. Berne.
1909. Goldfarb, A. J. *The influence of the nervous System in Regeneration.* Journ. of Exper. Zool. Vol. 7.
1911. — *The Central nervous System in its relation to the phenomenon of Regeneration.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 32.
1904. Goldstein, K. *Kritische und experimentelle Beiträge zur Frage nach dem Einfluss des Zentralnervensystems auf die embryonale Entwicklung und die Regeneration.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 18.
1923. Guyénot, E. et Schotté, O. *Relation entre la masse du bourgeon de régénération et la morphologie du régénérat.* C. R. Soc. Biol. France. Vol. 89.
1905. Hines, C. S. H. *The influence of the nerve on the regeneration of the leg of Diemyctilus.* Biol. Bull. Vol. 10.
1923. Locatelli, Mlle, Piera. *L'influenza del sistema nervoso sui processi rigenerativi.* Giorn. di Biol. e Medic. Sperim. Fasc. 4.
1924. — *L'influenza del sistema nervoso sui processi di rigenerazione.* Arch. di Scienze biolog. Vol. 5.
1903. Morgan Th.-H. and Davis, S. E. *The internal Factors in the Regeneration of the Tail of the Tadpole..* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 15.
1895. Roux, Wilm. *Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik.* Leipzig.
1903. Rubin, R. *Versuche über die Beziehung des Nervensystems zur Regeneration bei Amphibien.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 16.
1922. Schotté, O. a) *Influence des nerfs sur la régénération des pattes antérieures de Tritons adultes.* C. R. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève. Vol. 39, No 2.
1922. — b) *A quel moment les pattes de Tritons récupèrent-elles leur pouvoir régénérateur après section de leurs nerfs ?* Ibid.

1922. — a) *La régénération est-elle liée à l'innervation motrice ou à l'innervation sensible ?* C. R. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève. Vol. 39. N° 3.
1922. — b) *Le Grand Sympathique-élément essentiel de l'influence du système nerveux sur la régénération des pattes de Tritons.* Ibid.
1923. — a) *Influence de la section tardive des nerfs sur les pattes de Tritons en régénération.* C. R. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève. Vol. 40, N° 3.
1923. — b) *Régénération et système nerveux chez les larves de Batraciens urodèles.* Ibid.
1923. — *La suppression partielle de l'innervation et la régénération des pattes chez les Tritons.* C. R. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève. Vol. 40, N° 3.
1924. — *Le Grand Sympathique est le seul facteur nerveux dans la régénération des membres de Tritons.* C. R. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève. Vol. 41, N° 1.
1823. Todd, J. T. *On the process of reproduction of the members of the acquatic Salamander.* Quarterly Journ. Sc. Vol. 16.
1906. Tornier, G. *Kampf der Gewebe im Regenerat bei Begünstigung der Hautregeneration.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 22.
1912. Walter, F. K. *Welche Bedeutung hat das Nervensystem für die Regeneration der Triton-Extremitäten.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 33. Berichte Naturf. Ges. Rostock.
1919. — *Experimentelle Untersuchungen über die morphogenetische Bedeutung des Nervensystems.* Anat. Hefte. I Abt. Vol. 57.
1922. Weiss, Paul. *Abhängigkeit der Regeneration entwickelter Amphibienextremitäten vom Nervensystem.* Mitt. N° 82 aus der Biol. Versuchsanst. der Akad. Wiss. Wien. Anzeiger N° 22-23.
1923. — *Die Regeneration der Urodelenextremität als Selbstdifferenzierung des Organrestes,* Naturwissenschaften. Jahrgang 11.
1925. — *Abhängigkeit der Regeneration entwickelter Amphibienextremitäten vom Nervensystem* (Der Begriff des « Gestaltungstonus »). Arch. f. Mikrosk. Anat. und Entw-.Mech. Vol. 104.
1903. Wintrebert, P. a) *Influence du système nerveux sur l'ontogénie des membres.*
1903. — b) *La régénération chez les Amphibiens des membres postérieurs et de la queue, en l'absence du système nerveux.* C. R. Acad. Sciences, Paris. Vol. 137.
1904. — *Sur la régénération des membres postérieurs, chez l'Axolotl adulte, après ablation de la moelle lombo-sacrée.* C. R. Soc. Biol. France. Vol. 56.
1902. Wolff, G. *Die physiologische Grundlage der Lehre von den Degenerationszeichen.* Virchov's Arch. f. path. Anat. u. Phys. Vol. 169.
1910. — *Regeneration und Nervensystem.* Festschrift für Richard Hertwig.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 213
Vol. 33, nº 2. — Janvier 1926.

Travaux du Laboratoire de Zoologie et Anatomie comparée
de l'Université de Genève

Une Microsporidie, Plistophora bufonis, parasite de l'organe de Bidder du Crapaud.

PAR

Emile GUYÉNOT et **K. PONSE**

avec 6 figures dans le texte et la planche 1.

Sommaire:

Introduction.

Parmi les nombreux Crapauds (*Bufo vulgaris*), dont nous avons examiné les organes de Bidder, nous avons rencontré un jeune mâle dans lequel ces deux organes, en grande partie détruits, montraient, dans leurs ovocytes et dans le stroma conjonctif, les diverses phases de la schizogonie et de la sporogonie d'une Microsporidie. Le seul fait que nous puissions rapprocher de ce cas est celui de la présence, dans l'organe de Bidder de *Bufo lentiginosus*, d'un Sporozoaire étudié par H. D. King (1907), que celle-ci a rapporté au groupe des Haplosporidies et décrit sous le nom de *Bertramia bufonis*. Nous examinerons plus loin les relations pouvant exister entre ce parasite et celui que nous allons étudier.

Le développement d'une Microsporidie à l'intérieur de cellules d'une aussi grande taille que les ovocytes de l'organe de Bidder, pouvant atteindre un diamètre de 80 à 200 μ, présente, pour l'étude, plusieurs avantages. Les éléments y sont en effet isolés, dispersés à l'intérieur d'un cytoplasme homogène, sans être tassés les uns contre les autres, ni déformés; l'aspect qu'ils présentent n'est pas sans analogie, semble-t-il, avec ce que pourrait donner une culture du Sporozoaire dans un milieu approprié. Grâce à cette particularité, nous avons pu observer, sur les coupes, un nombre considérable de figures extrêmement claires et qui ne le cèdent en rien, comme netteté, aux frottis les mieux réussis. Une excellente fixation et une coloration adéquate nous ont permis d'examiner des centaines de caryocinèses, avec une telle précision qu'il nous a été possible d'effectuer incidemment une étude de la constance numérique des grains chromatiques dans cette Microsporidie, malgré les très faibles dimensions du parasite.

Le fait, d'autre part, que chaque ovocyte représente un milieu isolé et défini, nous a permis d'établir, d'une façon indiscutable, l'existence de deux types de schizogonie et de sporogonie, semblables à ceux que l'un de nous (1922) a précédemment décrits chez *Plistophora (Glugea) danilewskyi*. Certains ovocytes ne renferment, en effet, que des microspores avec les stades correspondants de ce type de sporogonie. D'autres renferment, au contraire, à l'état pur,

les phases d'un deuxième type de sporogonie aboutissant à la formation de macrospores. Il existe, par ailleurs, d'autres ovocytes, dans lesquels les deux processus se trouvent réunis; il est alors possible de les reconnaître aisément lorsqu'on a appris à les distinguer par l'étude préalable des ovocytes ne renfermant que l'un ou l'autre type d'évolution.

Nous signalerons enfin, parmi les résultats de cette étude qui nous paraissent de quelque intérêt, le fait que le Sporozoaire peut aussi évoluer dans des cellules folliculaires ayant pénétré dans les ovocytes et spécialement *à l'intérieur du noyau* de ces cellules. La connaissance d'un semblable développement intranucléaire de la Microsporidie est de nature, semble-t-il, à jeter quelque lumière sur la signification des observations si contestées de STEMPELL (1904) et de AWERINZEW et FERMOR (1911).

Le matériel que nous avons étudié avait été fixé au sublimé acétique; les coupes ont été colorées à l'hématoxyline ferrique et cette coloration nucléaire a été suivie d'une coloration plasmatique à l'éosine ou au rouge Bordeaux. Les examens ont été faits, en grande partie, avec le microscope binoculaire Leitz AABM (immersion $^{1}/_{12}$, oc. périplan. 10) qui nous a donné, pour des objets aussi petits, une netteté de vision tellement supérieure à celle que permet le microscope monoculaire ordinaire que nous n'hésitons pas à recommander son emploi pour des travaux de ce genre. Tous les dessins ont été faits à la chambre claire, avec un grossissement de 2500 diamètres.

Avant de décrire les phases de l'évolution de la Microsporidie, parasite de l'organe de Bidder, nous croyons nécessaire de préciser quelques-uns des termes dont nous nous servirons au cours de cette étude. Cette Microsporidie formant des spores ovoïdes, réunies en amas pansporoblastiques plus ou moins volumineux, nous aurons, pour la déterminer, à choisir entre les genres *Glugea*, *Stempellia* et *Plistophora*. Dans ces trois genres, les spores étaient autrefois décrites comme renfermées à l'intérieur de pansporoblastes, considérés comme dérivant eux-mêmes du sporonte initial à l'intérieur duquel se sont différenciés les sporoblastes, puis les spores. Cette interprétation reste valable pour les *Stempellia*, et les *Plistophora*. Dans le premier genre, le sporonte peut, ou bien donner directement une seule spore géante, ou se diviser en deux sporoblastes et 2 spores, ou 4 sporoblastes et 4 spores, ou enfin 8 sporoblastes

et 8 spores. Dans le genre *Plistophora*, le sporonte se divise en un nombre variable et élevé de sporoblastes qui donnent autant de spores. Dans les genres voisins, *Thelohania* et *Duboscqia*, les sporontes forment réciproquement, et avec régularité, 8 ou 16 spores. Les spores restent réunies à l'intérieur de l'ancien sporonte, dont la membrane externe devient ainsi la coque pansporoblastique. L'existence de cette coque a parfois été niée; nous l'avons, en tout cas, toujours nettement rencontrée et vue colorée dans les Microsporidies que nous avons étudiées.

Dans le cas de *Glugea*, le mot sporonte est pris dans un sens différent, à la suite principalement des travaux de DEBAISIEUX (1919-20). D'après ce dernier auteur, des plasmodies plurinucléées se divisent en un nombre variable d'éléments à deux noyaux qui, par copulation des noyaux, formeraient des zygotes et, par suite, autant de sporontes. Ce sont ces sporontes qui se diviseraient en deux sporoblastes et donneraient chacun deux spores. S'il y a eu, par exemple, formation, dans la plasmodie, de 12 sporontes et de 24 spores, celles-ci se trouvent non disséminées, mais réunies en un amas pansporoblastique, le kyste sporal, qui correspond non plus à la paroi d'un sporonte initial, mais à celle de la plasmodie plurinucléée.

Autrement dit, tandis que, dans la plupart des cas, le mot sporonte s'applique à l'élément chef de file de la sporogonie, dont les termes d'évolution ou spores sont réunis en amas pansporoblastiques, dans le cas de la *Glugea*, l'amas pansporoblastique correspond à une plasmodie, sorte de sporonte primaire, à l'intérieur de laquelle naissent les sporontes proprement dits qui ont ici une valeur bien déterminée, celle d'un zygote.

Au cours de recherches effectuées par l'un de nous sur un parasite de la Couleuvre (1922) qui paraît correspondre très exactement à *Glugea danilewskyi*, étudiée par DEBAISIEUX (1919), nous avons été incapables de retrouver l'évolution décrite par ce dernier auteur. Malgré des examens d'un nombre considérable de frottis et de coupes portant sur des centaines de kystes, nous n'avons jamais rencontré ni les stades de copulation autogamique, ni la division des sporontes en sporoblastes. Nous avons exclusivement constaté une division multiple d'un élément plurinucléé en un nombre variable de sporoblastes donnant chacun une seule spore. Ces spores se trouvent renfermées à l'intérieur de coques pansporo-

blastiques extrêmement nettes et qui apparaissent parfois sur les frottis, plus ou moins vidées de leur contenu et électivement colorées, si bien que leur existence n'est pas douteuse. Debaisieux, de son côté, décrit pour *G. anomala*, les spores comme renfermées dans la grande vacuole, précédemment occupée par la plasmodie, sans pouvoir affirmer si cet espace possède une membrane propre (coque pansporoblastique). A propos de *G. danilewskyi*, Debaisieux décrit les « amas de spores » qui s'échappent des kystes, sans préciser, en aucune façon, la nature de la liaison qui réunit ces spores en amas. En présence de ces observations contradictoires, nous en sommes venus à nous demander si le caractère de sporulation indiqué par Debaisieux est général pour les *Glugea* ou si, malgré toutes les apparences, résultant du développement dans le même hôte, en formant les mêmes tumeurs, de Microsporidies aboutissant à des spores identiques, les parasites étudiés par Debaisieux et par nous-mêmes correspondent bien à un seul et même Sporozoaire.

Ces difficultés nous ont fait porter notre attention d'une façon toute spéciale, au cours de notre nouvelle étude, sur l'allure de la sporogonie. Ici non plus, nous n'avons pu reconnaître de sporontes, résultant d'une copulation autogamique, se divisant en deux sporoblastes. L'évolution est tout à fait comparable à celle décrite pour les *Plistophora*, avec, pour un certain type d'évolution, une plus grande régularité, rappelant ce que l'on observe dans les *Stempellia.* Aussi serons-nous amenés à classer le parasite dans le genre *Plistophora*, bien que par l'ensemble de son évolution, par la dimension de ses spores, il ne diffère presque en rien de *G. danilewskyi*, qui, autant qu'on le sait, a été rencontrée non seulement chez les Reptiles, mais aussi chez *Rana temporaria* (Pfeiffer, 1895). Nous ne pouvons nous empêcher ici de signaler l'indiscutable parenté entre le parasite de l'organe de Bidder du Crapaud, que nous avons provisoirement dénommé *Plistophora bufonis*, et *G. danilewskyi*, pour la position systématique de laquelle nous avons d'ailleurs fait des réserves, en la cataloguant sous le nom de *Plistophora (Glugea) danilewskyi*, dans un précédent mémoire (1925).

L'organe parasité.

Normalement, l'organe de Bidder se montre formé d'ovocytes, pouvant atteindre chez des Crapauds de cette taille ($2^{cm},5$), un

diamètre de 200 μ, entourés de cellules folliculaires aplaties et séparés les uns des autres par des tractus de tissu conjonctif, dans lesquels serpentent de nombreux capillaires. Les ovocytes ne dépassent jamais un certain stade d'évolution, en particulier — hors des cas tout à fait exceptionnels — n'élaborent pas de plaquettes vitellines; ils dégénèrent après avoir atteint leur taille maximum et sont, au fur et à mesure, remplacés par de nouveaux éléments en voie de croissance.

Dans les ovocytes en voie de dégénérescence, que l'on rencontre çà et là dans l'organe, on observe, le plus souvent, l'envahissement du cytoplasme par des cellules folliculaires et des leucocytes, parfois accompagnés d'hématies. Les phagocytes englobent des fragments de cytoplasme que l'on retrouve à leur intérieur et détruisent peu à peu l'élément ovarien dont le noyau n'est altéré qu'en dernier lieu. Souvent, ces cellules phagocytaires se disposent ensuite assez régulièrement, en formant une masse pleine qui n'est pas sans une certaine analogie superficielle avec un corps jaune de Mammifère. Nous ne décrivons là que l'un des processus les plus habituels de la dégénérescence des ovocytes, celui qui a des rapports avec notre étude actuelle.

Les organes de Bidder parasités par la Microsporidie présentaient, comme trait caractéristique, une dégénérescence étendue de toute leur partie centrale (Pl. 1, fig. C). A la périphérie se trouvent des ovocytes plus ou moins âgés, dont les uns sont indemnes, tandis que d'autres montrent, dans leur cytoplasme, diverses phases de multiplication et de sporulation du parasite. Certains, dont l'infestation est plus ancienne, sont littéralement bourrés de pansporoblastes qui remplissent le cytoplasme, tandis que leur noyau est encore reconnaissable, au centre de la cellule. Plus ou moins précocement, ces ovocytes parasités sont envahis par des cellules migratrices, paraissant constituées principalement par des cellules folliculaires et en partie par des leucocytes. Le protoplasme, ou ce qu'il en reste, est phagocyté, le noyau disparaît et l'on ne trouve plus, à la place de l'ovocyte, qu'un amas souvent inextricable de cellules migratrices, de pansporoblastes, de spores isolées et de débris cytoplasmiques encore non englobés. Tout cet ensemble reste souvent limité par la couche conjonctive qui entourait l'ovocyte, si bien que le contour primitif de celui-ci est encore reconnaissable. Finalement, par suite du remaniement de ces ovocytes

détruits, s'est trouvée constituée une vaste aire axiale, bourrée de cellules et de spores, plus ou moins disséminées, qui occupe le centre de l'organe de Bidder.

L'envahissement des ovocytes par des cellules migratrices peut être plus précoce, se faisant avant l'infestation ou dès le début de celle-ci. Mais la pénétration de ces cellules paraît alors avoir un rapport direct avec l'évolution du Sporozaire lui-même; c'est là un cas particulier que nous envisagerons séparément et qui n'est nullement comparable au processus de dégénérescence que nous venons de décrire et qui aboutit à la destruction secondaire d'ovocytes déjà fortement altérés par le développement du parasite.

Nous ajouterons que le parasite est exclusivement localisé aux deux organes de Bidder. Les testicules, les corps jaunes et les reins, coupés en même temps, se montrent, en effet, complètement indemnes. Toutefois, comme la présence du parasite n'a été reconnue que lors de l'examen histologique de ces parties, nous ne pouvons pas savoir si l'animal ne présentait pas quelqu'autre localisation du Sporozoaire.

Evolution aboutissant a la macrospore

(Pl. 1, fig. A).

Ainsi que nous l'avons précédemment indiqué, l'évolution de la Microsporidie se présente d'une façon différente d'un ovocyte à l'autre. Des dessins rapides, effectués par projection, des coupes des organes de Bidder, nous ont permis de repérer plus de 50 ovocytes parasités et de les suivre à travers la série des coupes. Un certain nombre présentaient exclusivement le type d'évolution aboutissant à la macrospore. C'est en nous basant sur les figures fournies par ces ovocytes que nous en effectuerons la description.

A. *Schizogonie.*

Les formes les plus jeunes que nous ayons observées sont des amibes, à contour arrondi ou ovoïde, uninucléées, libres dans le cytoplasme de l'ovocyte (Pl. 1, fig. A, *1*) (fig. I, *1*). Les dimensions de ces éléments sont de 3 μ, 2 à 4 μ environ. Ils se laissent remarquer par l'état de leur cytoplasme qui est creusé de vacuoles, clair,

peu colorable par l'éosine, avec une grande vacuole centrale, dans laquelle ou sur le bord de laquelle se trouve le noyau. Celui-ci frappe par ses fortes dimensions, son contour irrégulier, sa colorabilité. Ces éléments grandissent, prennent une forme ovoïde, mesurant alors 5 μ,6 sur 3 μ,6 environ; leur noyau se divise en deux noyaux qui s'isolent chacun dans une vacuole (Pl. 1, fig. A, 2) (fig. I, *2*, *3*). Déjà, à ce moment, les deux cellules ainsi formées peuvent s'individualiser et se séparer l'une de l'autre (fig. I, *4*). Le plus souvent, le petit plasmode s'agrandit encore; les noyaux se divisent à nouveau. Dans ces plasmodes à 4 noyaux (Pl. 1, fig. A, *4*), (fig. I, *5*), qui mesurent environ 5 à 6 μ de diamètre, des bosselures de la surface indiquent, d'une façon précoce, l'individualisation des éléments qui ne tardent pas à se séparer (fig. I, *6*). Les 4 schizontes peuvent d'ailleurs se rediviser aussitôt (fig. I, *7*) et donner ainsi 8 éléments (fig. I, *8*). Nous avons vu aussi quelques figures indiquant une dissociation des schizontes à un stade plus avancé, à 8 noyaux, mais nous avons constaté que la décomposition en 4 schizontes est de beaucoup la plus fréquente. Pendant



Fig. I.

Stades de schizogonie de *P. bufonis*, évolution macrosporée.

1 = schizontes uninucléés; *2* = schizonte dont le noyau est en division; *3* = schizonte binucléé; *4* = dissociation du stade précédent en deux schizontes uninucléés; *5* = schizonte ayant présenté deux divisions consécutives de son noyau; *6* = individualisation des quatre schizontes résultant du stade tétranucléé précédent; 7 = nouvelle division des quatre schizontes résultant de la dissociation au stade quatre; *8* = groupe de 8 schizontes, provenant soit d'une dissociation simultanée d'un stade à 8 noyaux, soit de la nouvelle division des 4 schizontes de la figure 7. (× 2500).

toute cette évolution, les éléments gardent un protoplasme clair, vacuolaire, un noyau gros, de contour irrégulier et très colorable [1].

B. *Sporogonie.*

Les schizontes, nés des divisions précédentes, peuvent sans doute s'accroître et recommencer le cycle végétatif. Dans d'autres cas, ils doivent devenir le point de départ de la sporogonie. Celle-ci ne peut être reconnue avec certitude que sur des stades à 4 noyaux. Il s'agit alors de plasmodes (Pl. 1, fig. A, *3*) (fig. II, *9*), à contour arrondi ou un peu irrégulier, dont le protoplasme est assez fortement colorable par l'éosine et présente un aspect plus homogène, moins vacuolaire. Les dimensions, qui correspondent à un diamètre de 4 µ à 4 µ,2, sont inférieures à celles des plasmodes à même nombre de noyaux de la schizogonie. Les noyaux sont toujours gros, fortement colorables, mais plus compacts et situés dans des vacuoles plus petites. Evidemment, cette description correspond aux cas les plus typiques; toutefois, ces caractères distinctifs peuvent se trouver plus ou moins atténués, si bien qu'il est souvent difficile de rapporter avec certitude un stade à 4 noyaux à la schizogonie ou à la sporogonie. Ces plasmodes à 4 noyaux sont de beaucoup les figures les plus fréquentes. Ceux-ci s'accroissent un

[1] Il est certain qu'il n'y a pas de criterium absolu permettant de distinguer à coup sûr ce qui appartient à la schizogonie de ce qui doit rentrer dans la sporogonie. Nous avons procédé de la façon suivante. Les spores se présentent toujours dans des pansporoblastes *à l'intérieur desquels* on retrouve les sporoblastes et les stades de leur transformation en spores. Ces sporoblastes s'individualisent dans des plasmodes à 4, 8 ou 16 noyaux qui dérivent de plasmodes, à protoplasme encore indivis, que l'on peut ainsi rattacher à la sporogonie. Toutes les autres formes que l'on observe sont *libres* dans le cytoplasme de l'ovocyte. Elles comprennent aussi des plasmodes à 4 ou 8 noyaux, mais dont la dissociation aboutit à des formes qui sont, à leur tour, libres dans le cytoplasme au lieu de se différencier *à l'intérieur* d'une masse commune. C'est par la considération de caractères de taille, de structure du noyau, de colorabilité du protoplasme que nous avons été amenés à placer à la base de la schizogonie des formes à 1 et 2 noyaux. Certaines de celles-ci ont-elles la valeur de sporontes ? C'est ce dont nous n'avons pu nous convaincre, car à ce moment le fil conducteur qui nous a servi à séparer la schizogonie de la sporogonie fait défaut. Il est possible que si le développement s'était fait à l'intérieur de vacuoles toutes semblables, comme c'est le cas dans bien des kystes à Microsporidies, nous aurions pu être tentés plus facilement d'interpréter certaines formes à 2 noyaux, que nous plaçons dans la schizogonie, comme ayant la valeur d'éléments autogamiques.

peu et donnent des stades à 8 noyaux, mesurant 5 μ à 5 μ,5, qui ne sont, par conséquent, pas plus grands que les plasmodes à 4 noyaux de la schizogonie. Enfin, une nouvelle division du noyau peut donner des plasmodes à 16 noyaux (fig. II, *14*), mais ce cas est le moins fréquent. Bien entendu, quand nous parlons de stades à 4, 8 ou 16 noyaux, il va sans dire que le nombre exact des noyaux, présents dans le plasmode, dans une même coupe, peut être souvent différent, 3, 5, 6, 9, 12, etc. Toutefois, les nombres typiques 4 et 8 sont les plus fréquents, les dimensions des plasmodes par rapport à l'épaisseur des coupes (6 μ), sont, en effet, telles qu'un grand nombre d'entre eux sont complets dans une seule coupe. Il n'est d'ailleurs pas impossible que certaines irrégularités dans la division des noyaux entraînent l'existence de stades ayant réellement 6, 12, 14 noyaux, par exemple.

Quoiqu'il en soit, nous avons constaté la dissociation du plasmode ou sporonte, en sporoblastes donnant chacun une spore, soit au stade 4, soit au stade 8 (fig. II, *11*), soit au stade 16 (fig. II, *14*).

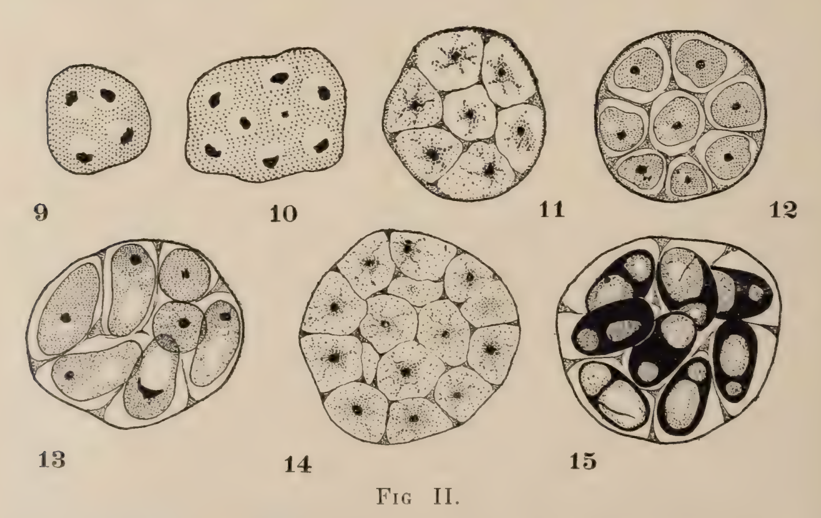


Fig II.

Stades de sporogonie de *P. bufonis*, évolution macrosporée.

9 = sporonte transformé en un plasmode à 4 noyaux; *10* = plasmode à 8 noyaux; *11* = individualisation des sporoblastes à l'intérieur d'un plasmode à 8 noyaux; *12* = individualisation achevée des sporoblastes qui ont encore une forme arrondie; *13* = sporoblastes ayant pris une forme ovoïde et montrant quelques étapes de leur transformation en spores; *14* = individualisation des sporoblastes dans un plasmode à 16 noyaux; *15* = macrospores renfermées dans un pansporoblaste, avec reliquats du réticulum, dans les mailles duquel les sporoblastes se sont individualisés. (× 2500).

Le premier indice de cette transformation est l'apparition, dans le plasmode — à 8 noyaux, par exemple — d'une sorte de réseau colorable dont les mailles correspondent aux contours des futurs sporoblastes (Pl. 1, fig. A, *6*) (fig. II, *11*). La périphérie du plasmode persiste, parfaitement délimitée, souvent épaissie et fortement colorable par l'éosine. C'est elle qui formera la coque du futur pansporoblaste. A l'intérieur des mailles du réseau, s'individualisent des sporoblastes, dont le protoplasme est d'abord extrêmement pâle, presque incolorable, sauf dans une petite zone qui entoure le noyau qui est lui-même moins gros et moins colorable. Puis chacun de ces sporoblastes présente un contour bien délimité en même temps que son cytoplasme devient plus éosinophile (Pl. 1, fig. A, *7*) (fig. II, *12*); le réseau peut à ce moment être plus ou moins rompu, mais il persiste habituellement pendant longtemps et peut être encore reconnaissable au milieu des spores achevées, soit sous sa forme initiale, soit sous celle d'un reliquat central fortement éosinophile (fig. V, *35*). Les sporoblastes à noyau petit, contracté, mais bien colorable, ont, dans le cas de la formation de 8 à 16 éléments aux dépens d'un même plasmode, une dimension de 2 μ,5 à 3 μ,5.

Etant donné que les sporoblastes qui s'individualisent dans les plasmodes sont d'abord arrondis et n'acquièrent que secondairement la forme ovoïde qui précède immédiatement la spore, on pourrait se demander si les éléments arrondis, que l'on observe au début, ont bien déjà la valeur de sporoblastes ou bien s'ils ne seraient pas des sporontes, au sens de Debaisieux, c'est-à-dire susceptibles de donner par division deux sporoblastes. En réalité nous avons pu nous convaincre que les petites cellules arrondies qui prennent naissance dans les plasmodes sont bien des sporoblastes se transformant directement et sans division nouvelle en autant de spores.

Cette affirmation repose sur trois sortes de constatations:

1° Elle est d'abord basée sur l'existence de pansporoblastes complets à 4, 8 ou 16 spores. Les numérations effectuées nous ont montré que le nombre de 16 spores paraît ne jamais être dépassé dans l'évolution macronucléée pure. Sur 114 pansporoblastes examinés, 28 appartenaient au type à 4 spores, 49 au type à 8 spores, et 47 au type à 16 spores.

2° Nous avons pu suivre la transformation directe des sporo-

blastes en spores. Les éléments, primitivement arrondis ou d'aspect un peu amiboïde, s'allongent et prennent la forme ovoïde caractéristique des sporoblastes (Pl. 1, fig. A, *9*) (fig. II, *13*). Ces derniers, que l'on retrouve au nombre de 4, 8 ou 16 environ, mesurent alors de 4 μ à 4 μ,8 de long sur 2 μ à 2 μ,4 de large. Ces dimensions sont, comme nous le verrons, tout à fait de l'ordre de grandeur de la spore. Elles se rattachent à celles des formes du début qui, tant qu'elles sont arrondies, ont un diamètre de 2 μ,5 à 3 μ,5. D'ailleurs, comme la transformation n'est pas toujours synchrone dans un même pansporoblaste, on trouve fréquemment, côte à côte, quelques éléments encore arrondis, au stade de début, et des cellules déjà allongées, ovoïdes, ayant la forme caractéristique des sporoblastes. Nous ajouterons que, pour la même raison, dans les pansporoblastes plus avancés, on rencontre simultanément des spores déjà fortement colorables et des sporoblastes encore en évolution (Pl. 1, fig. A, *8*), si bien que la continuité de transformation, sans multiplication, du sporoblaste arrondi en sporoblaste ovoïde, et de celui-ci en spore, apparaît ainsi hors de doute.

3° Le nombre des spores étant de 4, 8 ou 16 environ, par pansporoblaste, correspond directement à celui des éléments initiaux. De plus, dans nombre de cas, alors que les spores sont achevées, le réticulum plasmatique dans les mailles duquel se sont individualisés les corps arrondis est encore très reconnaissable (Pl. 1, fig. A, *10*) et l'on constate que chaque maille contient une seule spore et non deux (fig. II, *15*).

C. *Les macrospores.*

Il est, comme toujours, malaisé de sérier les innombrables aspects que présentent les sporoblastes au moment de leur transformation en spores. Au début, les éléments ovoïdes que sont ces sporoblastes renferment, dans une petite vacuole, le noyau qui a pris une structure plus compacte (fig. II, *13*), et qui se présente parfois comme formé de deux grains ou bâtonnets chromatiques, plus ou moins séparés l'un de l'autre. Dans d'autres cas, on voit ce noyau prendre une forme en croissant et coiffer le fond d'une vacuole ovoïde qui occupe l'un des bouts de la spore (Pl. 1, fig. A, *8*). A l'intérieur de cette vacuole, on voit fréquemment une sorte de filament qui la traverse obliquement : ces deux formations se laissent bien recon-

naître dans la spore achevée. Parfois, il existe un ou deux autres petits points chromatiques, mais trop petits pour être considérés comme des noyaux. Dans des figures paraissant correspondre à des stades plus avancés, le noyau, toujours à l'intérieur d'une vacuole, est entouré d'une petite masse arrondie de cytoplasme qui s'individualise et constitue à coup sûr le germe de la spore (Pl. 1, fig. A, *9*). Le germe et son noyau sont aussi reconnaissables dans les spores achevées. Bientôt les sporoblastes dont la forme devient de plus en plus régulière, présentent la colorabilité classique de la spore dans laquelle on finit par ne plus distinguer que deux zones plus claires, dont l'une paraît correspondre à la capsule polaire et l'autre au germe, séparées par une bande transversale plus colorable, aspect qui a été décrit par tous les auteurs (fig. II, *15*). Les dimensions des macrospores sont de 4 μ à 5 μ,2 de long sur 1 μ,6 à 2 μ de large. Les plus grosses se rencontrent dans le cas où le pansporoblaste ne renferme que 4 spores. Les plus petites s'observent dans les pansporoblastes renfermant 16 spores.

En résumé, l'évolution aboutissant à la macrospore est caractérisée par la grande dimension des schizontes et de leurs noyaux, par l'isolement de sporoblastes au nombre de 4, 8 ou 16 environ, donnant directement autant de spores de grande taille. L nombre relativement défini des spores rappelle ce qui se passe chez les *Stempellia*, mais nous ne pensons pas qu'il y ait, dans le cas que nous étudions, une véritable constance du nombre des spores. Nous avons recherché avec beaucoup de soin toutes les figures qui pourraient parler en faveur de l'existence d'un stade diplocaryon ou d'une fusion autogamique précédant la formation des sporoblastes, mais nous n'avons rien rencontré de semblable. Tous les aspects à deux noyaux correspondaient évidemment à des divisions nucléaires et appartenaient certainement à la schizogonie, comme le montraient la dimension des éléments, celle de leur noyau, la structure vacuolaire de leur protoplasma et leur état de liberté dans le cytoplasme des ovocytes. Il n'est peut-être pas impossible que, dans de rares cas, les individus arrondis provenant de la dissociation d'un plasmode à 8 noyaux par exemple, puissent, par une ultime division, donner naissance à 16 sporoblastes et partant à 16 spores, mais ce phénomène reste hypothétique et n'est pas, en tout cas, précédé d'une autogamie quelconque. Toutes nos observations nous conduisent à conserver aux éléments arrondis

provenant de la dissociation du plasmode le nom de sporoblastes; le terme sporonte ne peut appartenir qu'à des cellules que nous n'avons pu distinguer des schizontes jeunes et qui, que cela soit précédé ou non d'un phénomène de sexualité, donnent, par deux divisions de leur noyau, naissance aux petits plasmodes à 4 noyaux que nous avons décrits à la base de la sporogonie.

D. *Sporulation aberrante.*

On rencontre dans presque tous les ovocytes renfermant de la macrosporogenèse [1], mais avec une fréquence très variable de l'un à l'autre, un certain nombre de figures sur l'interprétation desquelles nous conservons beaucoup d'hésitation et dont voici la description:

a) Certains plasmodes (fig. III, *16*), présentant la dimension de pansporoblastes, sont remplis d'éléments très allongés, ressemblant à des sporoblastes qui seraient fortement étirés. Ces éléments mesurent de 4 à 7 μ de long sur 1 μ,5 de large. On les rencontre au nombre de 8 environ. Ils sont presque toujours d'aspect enfumé, conservant fortement l'hématoxyline ferrique, même dans des préparations où tous les autres éléments sont très exactement colorés. Leur contour a souvent — mais pas toujours — un aspect irrégulier, granuleux, comme s'il s'agissait d'éléments en dégénérescence ou mal fixés. Dans quelques cas heureux, on peut apercevoir, près d'un pôle, une petite vacuole renfermant un corps très chromatique, correspondant au noyau.

b) Dans certains de ces groupements (fig. III, *17*), on observe, à côté de ces formes longues et enfumées, des éléments très clairs, renfermant un petit noyau, ayant une forme amiboïde ou un contour arrondi et dont les dimensions correspondent à un diamètre de 1 μ,4 à 2 μ,2 environ. Ces petites amibes sont donc notablement plus petites que les sporoblastes décrits précédemment et l'on pourrait imaginer qu'elles dérivent de la division en deux des formes allongées et enfumées, à côté desquelles on les rencontre très souvent. Nous avons même vu, dans de très rares cas, des aspects paraissant correspondre à une division par étranglement des formes allongées.

[1] Ces aspects ont été vus aussi parfois dans la microsporogenèse, mais ils y sont infiniment plus rares.

c) Par ailleurs (fig. III, *18*), on rencontre de ces corps allongés et enfumés, mélangés à d'autres qui paraissent résulter des premiers par un phénomène de raccourcissement et de condensation, et l'on trouve tous les passages entre ces éléments de plus en plus sombres et des sortes de spores très noires ne présentant jamais aucune structure visible.

La signification de ces formes reste douteuse. Voici cependant ce que l'on peut dire de plus positif à leur égard. Tout d'abord, les formes allongées, qu'elles soient enfumées ou qu'une différenciation extrêmement poussée ait réussi à décolorer leur protoplasme, se rattachent étroitement aux sporoblastes normaux. Elles ont, comme eux, un protoplasme susceptible, après enlèvement de l'hématoxyline, de se teindre intensément par l'éosine et un noyau compact, à l'intérieur d'une petite vacuole. Sans doute, elles sont dans l'ensemble plus longues, et plus grêles, mais on trouve tous les passages entre des sporoblastes presque normaux et les formes très étirées. Il semble surtout que ces éléments en diffèrent par le fait qu'on n'y voit jamais les transformations qui précèdent habituellement la formation des spores. En particulier, là où devrait se former la vacuole polaire, le protoplasme conserve un aspect simplement spumeux. Un autre fait également très net est que l'on trouve tous les intermédiaires entre ces formes allongées

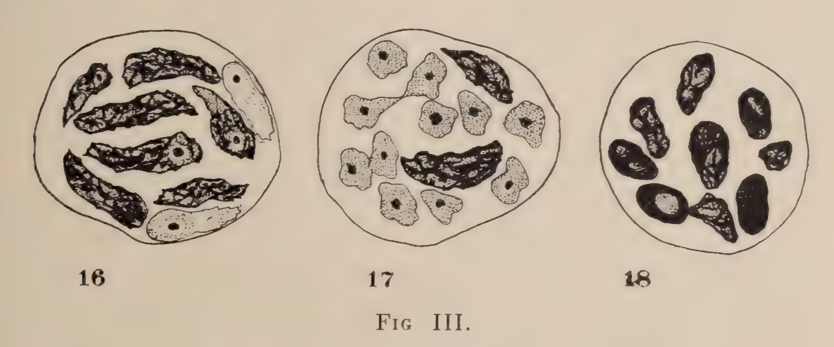


Fig III.

Sporogenèse aberrante de *P. bufonis*.

16 = éléments allongés, souvent impossibles à décolorer par différenciation, paraissant être des sporoblastes; *17* = formes amibiennes paraissant correspondre à des sporoblastes encore non allongés, figures douteuses de division; *18* = stades de transformation des sporoblastes allongés en sortes de spores anormales. (× 2500).

et des éléments très colorables ayant la forme et la dimension de spores. Cependant, ici, la transformation paraît se ramener à un simple phénomène de condensation du cytoplasme, qui reste longtemps d'aspect grumeleux, sans être accompagnée de la différenciation habituelle. Tous ces faits nous conduisent à voir dans ces aspects une sporogenèse aberrante aboutissant à des spores probablement dépourvues de capsule polaire et vraisemblablement stériles. Quant aux formes amibiennes, d'ailleurs plus rares, leur interprétation est plus difficile. Dérivent-elles des formes précédentes par division ou correspondent-elles, au contraire, à un stade plus jeune de ces mêmes formes ? C'est ce qu'il est impossible de préciser. Nous pencherions toutefois plutôt vers la dernière hypothèse.

Evolution aboutissant a la microspore

(Pl. 1, fig. B).

Par comparaison avec ceux qui renferment les phases d'évolution du parasite aboutissant à la macrospore, les ovocytes qui renferment les stades de la microsporogenèse frappent immédiatement par la plus petite dimension de leurs éléments, la taille moindre des noyaux, le nombre plus élevé et la dimension plus faible des spores. La schizogonie, comme la sporogonie, ont ici une allure bien spéciale.

A. *Schizogonie* (fig. IV).

Les éléments les plus fréquents sont des plasmodes de forme plutôt allongée, à protoplasme dense, renfermant de nombreux noyaux petits et condensés, très fortement colorables (Pl. 1, fig. B, *12*) (fig. IV, *21*, *22*, *23*). Ces noyaux sont souvent très rapprochés les uns des autres et l'on observe, par exemple, de petits plasmodes à 16 noyaux ayant 8 μ de long sur 2 μ,5 de large, alors que les plasmodes arrondis de la macrosporogenèse ont déjà ce diamètre lorsqu'ils n'ont encore que 8 noyaux. Ces petits plasmodes allongés de la microsporogenèse ont une tendance très marquée à se décomposer par plasmotomie (fig. IV, *26*) en éléments renfermant chacun 2, 3 ou 4 noyaux. On rencontre parfois de véritables amas morulaires de petits plasmodes à 2 ou 4 noyaux (fig. IV, *27*), de

forme ovoïde ou irrégulière, qui proviennent aussi de cette dissociation d'un plasmode initial. Ce qui est surtout caractéristique de ce type de schizogonie, c'est que les éléments multinucléés ont une tendance à s'allonger, à prendre une forme mycélienne qui, dans quelques cas, devient tout à fait frappante. La figure IV, *24*, représente une de ces formations, dans laquelle le parasite affecte la forme d'un long filament, renfermant de nombreux noyaux serrés les uns contre les autres, avec parfois les derniers indices

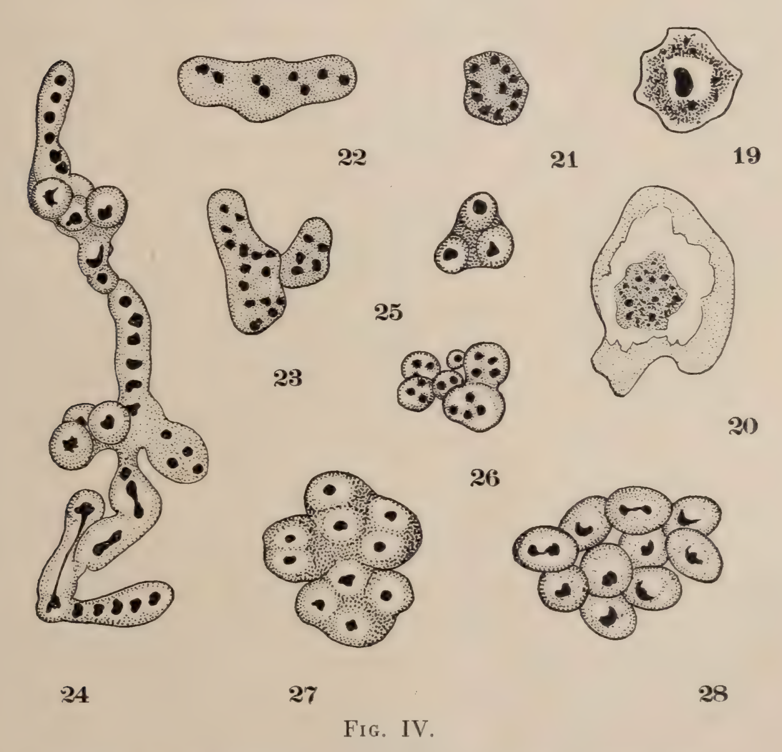


Fig. IV.

Stades de schizogonie de *P. bufonis*, évolution microsporée.

19 = forme douteuse constituant peut-être un schizonte uninucléé; *20* = forme également douteuse à placer probablement au début de la schizogonie; *21* = plasmode à plusieurs noyaux de la schizogonie; *22* et *23* = plasmodes tendant à prendre une forme allongée et renfermant plusieurs noyaux; *24* = forme pseudo-mycélienne, montrant des divisions nucléaires et l'individualisation de petits éléments uninucléés ou plurinucléés, par une sorte de bourgeonnement; *25* = petit plasmode résultant de ce bourgeonnement; *26* = groupe de plasmodes plurinucléés de la schizogonie; *27* = groupe de plasmodes plus gros et à protoplasme plus vacuolisé; *28* = groupe d'éléments résultant de la dissociation simultanée d'un plasmode plurinucléé et pouvant recommencer la schizogonie ou constituer de jeunes sporontes. (× 2500).

d'une division qui vient de s'achever. Ces aspects rappellent ceux qui ont été décrits chez *G. anomala* (Awerinzew et Fermor, 1911). A leurs extrémités et aussi, par endroits, au milieu de leur trajet, ces filaments produisent des schizontes qui tendent à s'isoler en formant parfois de petits amas morulaires, qui paraissent se rattacher à ceux que nous avons décrits précédemment (fig. IV, *27*). D'autres plasmodes, non mycéliens, donnent naissance, par une division simultanée, à un nombre élevé de schizontes, 10 à 20 par exemple, de forme arrondie ou ovoïde (fig. IV, *28*), mesurant 3 μ,4 à 4 μ de long et qui ressemblent, à première vue, aux sporoblastes de la macrosporogenèse, dont ils ont à peu près les dimensions. Néanmoins, ils s'en distinguent facilement par le fait qu'ils sont nus dans le cytoplasme de l'ovocyte et non enfermés dans une coque pansporoblastique. Ces schizontes, à peine individualisés, présentent souvent une division de leur noyau qui est, pensons-nous, le prélude d'une nouvelle schizogonie, à moins que l'on ne veuille y voir l'origine d'éléments binucléés susceptibles de donner, par autogamie, les sporontes initiaux. Toutefois, nous n'avons rien vu qui indiquât l'existence d'une copulation de ces noyaux.

Dans notre description, nous sommes partis de plasmodes plurinucléés, plus ou moins en forme de filaments mycéliens, dont il est difficile de reconstituer avec exactitude l'origine. Cependant, dans les ovocytes à microsporogenèse pure, nous avons rencontré un certain nombre d'aspects qui n'ont pas d'équivalents dans la macrosporogenèse et qui pourraient correspondre aux formes végétatives initiales. Ce sont d'une part des sortes d'amibes à contour irrégulier (fig. IV, *19*), à protoplasme enfumé et renfermant des granulations basophiles, creusé d'une grande vacuole centrale contenant le noyau; d'autre part des formes également amiboïdes (fig. IV, *20*), à protoplasme basophile, présentant plusieurs points colorés par l'hématoxyline ferrique, correspondant soit à des granulations, soit à des noyaux et probablement aux deux. Ce sont sans doute ces petites formes qui en s'accroissant, en s'allongeant et en multipliant leurs noyaux, donnent naissance aux formations pseudo-mycéliennes.

B. *Sporogonie.*

Les sporontes, isolés et uninucléés, qu'ils tirent ou non leur origine d'un phénomène autogamique que nous n'avons pas réussi

à constater, présentent dans leur cytoplasme en voie d'accroissement une série de divisions nucléaires qui se font suivant un mode caryocinétique d'une admirable clarté et que nous n'avons jamais observé, dans aucune Microsporidie, avec une pareille netteté[1]. Le noyau au repos est assez volumineux, avec un caryosome central très colorable (fig. V, *29*) (Pl. 1, fig. B, *15*); il est situé à l'intérieur

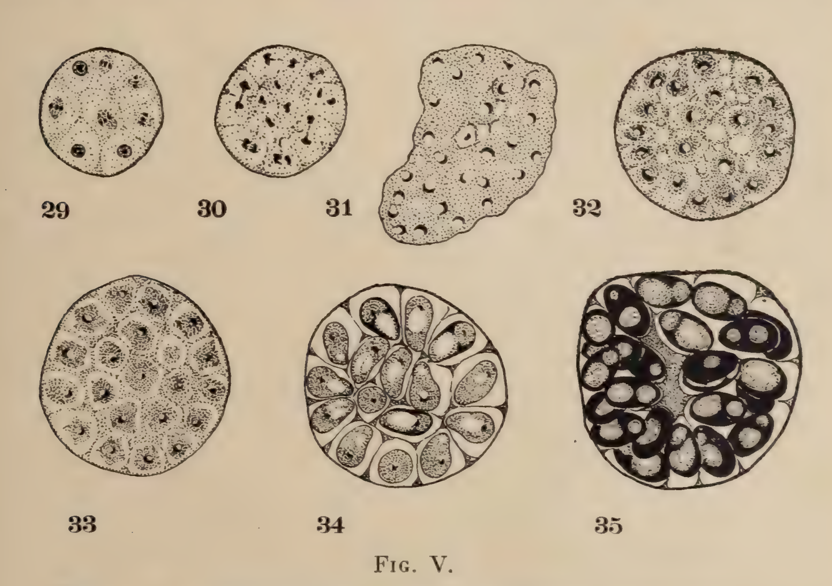


Fig. V.

Stades de la sporogonie de *P. bufonis*, évolution microsporée.

29 = sporonte à plusieurs noyaux dont quelques-uns en caryocinèse; *30* = stades d'anaphase et de télophase de ces divisions; *31* = plasmode renfermant un grand nombre de noyaux et montrant le début de l'individualisation des sporoblastes; *32* = même stade un peu plus avancé; *33* = sporoblastes devenus libres dans les mailles du plasmode pansporoblastique; *34* = transformation des sporoblastes en spores; *35* = pansporoblaste renfermant les microspores avec, au centre, le reliquat du reticulum. (× 2500).

d'une vacuole. Au moment de la division, il apparaît un petit fuseau, quelquefois un peu renflé en ellipsoïde, sans centrosome, à l'équateur duquel se disposent trois grains chromatiques, parfaitement nets et individualisés. Par suite des divisions répétées

[1] A côté des sporontes présentant ces divisions caryocinétiques multiples dans une même masse cytoplasmique, on observe des divisions accompagnées de plasmodiérèse et aboutissant à des amas de petits individus, peut-être susceptibles de recommencer le cycle schizogonique (Pl. 1, fig. B, 11).

du noyau primitif (Pl. 1, fig. B, *15*, *16*, *18*), les sporontes en voie d'accroissement renferment bientôt 4, 8, 16 noyaux et davantage (fig. V, *30*, *31*, *32*). Les figures dans lesquelles on rencontre 17, 19, 24, 30, 32, 36 noyaux sont les plus fréquentes. A ce moment, la structure du sporonte est la suivante: sous sa membrane qui sera la coque du futur pansporoblaste, des travées de cytoplasme délimitent un réseau dont les mailles correspondent chacune à un sporoblaste. Celui-ci montre surtout un noyau pourvu d'un caryosome très chromatique, le protoplasme étant à peine colorable. Plus tard, chaque noyau s'étale et se recourbe en croissant (Pl. 1, fig. B, *17*) (fig. V, *31* à *33*), en coiffant une vacuole plus ou moins nette, tandis que le protoplasme du sporoblaste devient de plus en plus colorable et mieux délimité. Finalement, dans chaque maille se trouve un petit élément (fig. V, *33*) à noyau en croissant, qui prend une forme ovoïde, celle de la future spore, en laquelle il se transforme directement (fig. V, *34*).

Les sporontes, au moment où l'on compte, par exemple, 20 à 32 noyaux à leur intérieur, ont un diamètre de 8 μ environ, correspondant à celui des plasmodes de la macrosporogenèse ne renfermant encore que 8 noyaux. C'est dire que les éléments qui prennent naissance à leur intérieur sont beaucoup plus petits; en effet, les sporoblastes de la microsporogenèse, lorsqu'ils se présentent sous forme de petits corps arrondis ou amiboïdes, à l'intérieur des mailles du sporonte, n'ont guère que 1 μ,6 à 2 μ de diamètre, tandis que les sporoblastes de la macrosporogenèse mesurent 2 μ,5 à 3 μ,5.

C. *Nombre des chromosomes.*

Grâce à une série de préparations exceptionellement bien colorées, nous avons pu examiner plusieurs centaines des cinèses que l'on rencontre dans la sporogonie, presque toutes au stade de métaphase. Nous les avons fait voir à plusieurs personnalités scientifiques qui ont pu constater leur extraordinaire clarté et leur régularité. Nos examens ont porté sur divers ovocytes renfermant de la microsporogenèse et partout nous avons rencontré des divisions absolument comparables. D'autre part, bien que nous les ayons cherchées avec soin, nous n'avons jamais pu retrouver dans la macrosporogenèse de figures comparables et les seuls aspects de division que nous y avons observés sont des figures d'anaphase et de télo-

phase, assez confuses, sans grains bien nettement individualisés, tout à fait analogues à ce que d'autres auteurs ont figuré.

Etant donnée la fréquence de ces cinèses, dont on peut observer jusqu'à huit dans un même plasmode, et eu égard au petit nombre des grains chromatiques, nous avons été tentés d'effectuer quelques numérations. L'un de nous a examiné en détail, dans trois ovocytes différents, 170 de ces cinèses, qui ont montré 169 fois 3 grains et 1 fois 2 grains. L'autre auteur de ce travail a, de son côté, étudié 190 divisions dont 185 présentaient 3 grains très nets et 5 paraissaient, bien qu'avec doute, ne montrer que 2 granules. Toutes les cinèses où la numération était impossible, en raison de l'empâtement de la masse chromatique, ont été naturellement laissées de côté. Il résulte de là que, sur 360 cinèses lisibles, il a été compté — sans erreur possible — 354 fois 3 chromosomes et 6 fois 2 seulement. Nous pensons que cette haute constance tient d'abord à ce que le nombre peu élevé des grains rend leur numération facile, malgré leur faibles dimensions (0 μ,2) et d'autre part, à ce que la figure, étant très petite (0 μ,6 à 0 μ,8), a peu de chances d'être incomplète dans des coupes d'une épaisseur moyenne de 6 μ, et de ne montrer qu'une partie des grains qui la constituent. Nous réservant de revenir plus loin sur les réflexions que suggère ce nombre impair de 3 chromosomes dans la microsporogenèse, nous nous contenterons, ici, d'attirer l'attention sur cette confirmation inattendue de la constance des grains chromatiques dans la figure caryocinétique que le hasard d'une fixation et d'une coloration adéquates nous a permis de vérifier dans un Sporozoaire d'aussi infimes dimensions.

D. *La microspore.*

La transformation du sporoblaste en microspore, bien que plus difficile à suivre, paraît présenter les mêmes étapes que dans le cas de la macrospore. Les spores nombreuses, typiquement au nombre de 32 à 64, mesurent environ 2 μ,8 à 3 μ,2 dans leur plus grand axe. Parfois on observe des spores exceptionnellement petites, ne mesurant guère que 2 μ,4 ou de plus grandes pouvant atteindre 3 μ,5, c'est-à-dire à peu près la taille minimum des macrospores. Les pansporoblastes renferment à leur intérieur un

corps éosinophile qui est le reliquat du réseau dans lequel les spores se sont formées (fig. V, *35*).

Comme nous l'avons précédemment indiqué, les descriptions que nous venons de donner des évolutions aboutissant à la macrospore ou à la microspore, ont été faites uniquement d'après les figures observées dans les ovocytes qui renfermaient exclusivement l'un ou l'autre de ces types de sporogonie. Il est intéressant de noter que les deux évolutions peuvent aussi se rencontrer, côte à côte, dans un même ovocyte.

Evolution dans les cellules migratrices (fig. VI).

Lorsqu'on examine des ovocytes encore non parasités, on rencontre fréquemment, dans leur cytoplasme, des cellules migratrices dont la plupart paraissent être des cellules folliculaires. Celles-ci pénètrent activement dans l'ovocyte, comme cela se voit au cours des phénomènes normaux de dégénérescence que présentent ces éléments. Ce qui est remarquable, c'est que ces cellules peuvent être infectées par la Microsporidie qui se développe dans leur protoplasme ou plus fréquemment à l'intérieur de leur noyau. Elles peuvent ainsi jouer un rôle d'agents de dissémination du parasite, en infestant de nouveaux ovocytes.

A. *Développement dans le cytoplasme.*

Nous avons observé des phases de la schizogonie du type macrosporé aboutissant à la formation de schizontes arrondis qui soulèvent de toutes parts la paroi de la cellule, tandis que le noyau de celle-ci, rejeté sur le côté, est encore bien reconnaissable (fig. VI, *36*). Ces schizontes ne tardent pas à crever la membrane cellulaire et à devenir libres dans le cytoplasme de l'ovocyte où ils peuvent recommencer le cycle schizogonique.

B. *Développement dans le noyau.*

A l'intérieur de certains ovocytes, presque toutes les formes de développement de la Microsporidie sont remarquables, d'abord par la netteté et la colorabilité de la membrane qui limite les plasmodes

ou les pansporoblastes et, d'autre part, par la présence, le long de cette membrane ou au milieu du parasite — et cela à tous les stades —, de grosses masses chromatiques pouvant atteindre le double ou le triple de la dimension des spores (fig. VI, *40* à *44*). Ces masses ne présentent aucune structure; leur nombre, leur taille et leur forme sont essentiellement irrégulières; ces caractères empê-

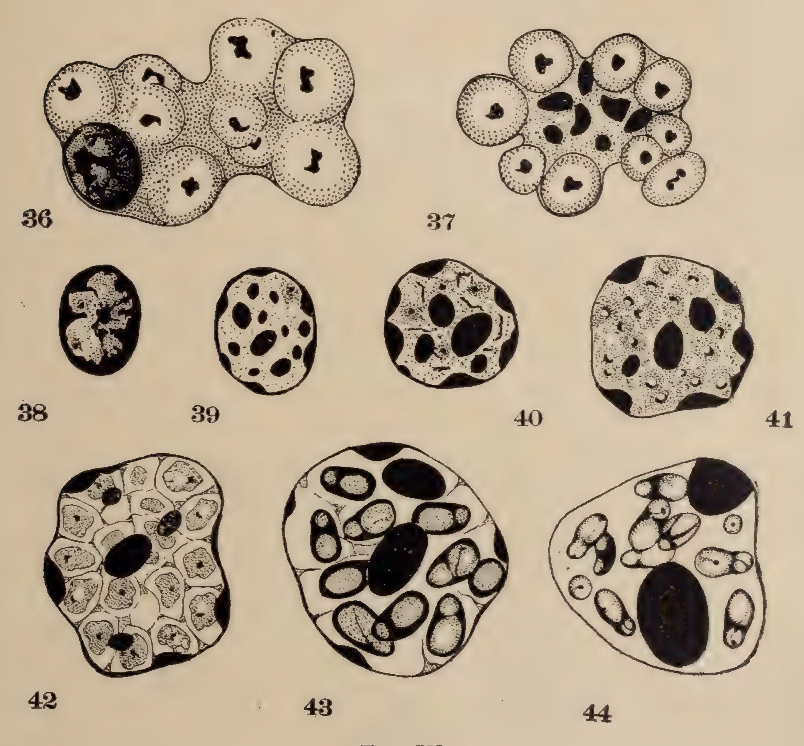


Fig. VI

Stades de développement de *P. bufonis*, à l'intérieur de cellules folliculaires.

36 = fin de la schizogonie, type macrosporé, dans le cytoplasme de la cellule dont on voit le noyau à gauche; *37* = fin de la schizogonie avec destruction du noyau dont on voit, au centre, les reliquats chromatiques; *38* = noyau de cellule folliculaire, encore peu altéré et renfermant le parasite; *39* = altération du noyau parasité, dont la chromatine est réduite en boules de différentes dimensions; *40* = plasmode plurinucléé à l'intérieur du noyau gonflé et désagrégé; *41* = individualisation des sporoblastes dans le noyau dont la chromatine se présente sous forme de gros reliquats chromatiques; *42* = sporoblastes libres dans les mailles du plasmode intranucléaire; *43* = formation des spores dans le pansporoblaste intranucléaire; *44* = stade plus avancé, les débris chromatiques se sont agglomérés en masses volumineuses. × 2500).

chent de les confondre avec des spores et, d'ailleurs, on les observe à tous les stades de la schizogonie et de la sporogonie.

L'examen d'un nombre considérable de figures et de quelques stades initiaux nous a permis de reconstituer l'origine de ces masses. Elles ne sont autre chose que des reliquats de la chromatine des noyaux, *à l'intérieur* desquels la microsporidie a évolué. Ces noyaux paraissent appartenir soit à des leucocytes, soit plus habituellement à des cellules folliculaires ayant pénétré dans les ovocytes. On constate, en effet, que le protoplasme de ces cellules, encore bien reconnaissable au début, ne tarde pas à se confondre avec celui de l'ovocyte, si bien que les noyaux sont ou paraissent nus dans le protoplasme des éléments de l'organe de Bidder. Ces noyaux ont encore la structure normale (fig. VI, *38*), une chromatine disposée en un réseau et sous forme de masses irrégulières. Puis ces noyaux commencent par présenter un phénomène de gonflement; à ce stade, il peut arriver que l'on observe (fig. VI, *38*), à l'intérieur du noyau, là où l'hématoxyline a subi une forte différenciation, un point noir très coloré, entouré d'une zone vacuolaire. Ces aspects paraissent correspondre à un jeune parasite, à l'intérieur du noyau. Celui-ci subit bientôt une dégénérescence caractéristique. La chromatine se résoud en une série de masses arrondies ou ovoïdes, sans structure, qui, à ce moment, masquent complètement le parasite. Un nouveau gonflement du noyau amène l'écartement des boules chromatiques et le parasite devient nettement visible. La figure VI, *40*, représente un plasmode plurinucléé (probablement un stade 4), à l'intérieur d'un noyau. Le noyau continuant à se gonfler, une partie des masses chromatiques restent collées à la membrane nucléaire, bien visible, très colorable; le reste des reliquats chromatiques forme des boules qui ont une tendance à s'agglomérer en masses de plus en plus volumineuses. A partir de ce stade, les figures sont très faciles à interpréter. La schizogonie aboutit à la production de schizontes qui font autant de saillies soulevant la membrane nucléaire, tandis que les boules chromatiques restent rassemblées au centre (fig. VI, *37*). Finalement, la membrane nucléaire crève et les schizontes deviennent libres dans le cytoplasme de l'ovocyte. Dans d'autres cas, il s'agit d'une sporogonie, avec formation et individualisation des sporontes (fig. VI, *41*, *42*), leur transformation en sporoblastes, puis en spores (fig. VI, *43*, *44*), toujours à l'intérieur de la membrane nucléaire, qui double alors

la coque pansporoblastique proprement dite. Dans les pansporoblastes, qui peuvent appartenir au type macrosporé ou microsporé, suivant les cas, on voit des spores, quelques boules chromatiques et souvent une masse rose éosinophile qui représente le reliquat du réticulum dans les mailles duquel s'étaient individualisés les sporoblastes.

C. *Comparaison avec les faits signalés par Stempell.*

Il est difficile de savoir si les cellules migratrices ont été infectées après leur pénétration dans l'ovocyte ou si, au contraire, ce sont elles qui ont contaminé les ovocytes dans lesquels elles ont pénétré. Nous pencherions plutôt vers la deuxième hypothèse. Il est intéressant, pensons-nous, de constater le développement d'une Microsporidie à l'intérieur d'un noyau, dans lequel le germe initial du Sporozoaire est complètement invisible.

Cette évolution suggère une interprétation possible des faits singuliers constatés par STEMPELL (1904) chez *Glugea anomala* et revus par AWERINZEW et FERMOR (1911). Pour ces auteurs, le kyste dans lequel se développent les nombreux stades de schizogonie et de sporogonie aurait une paroi propre qui serait la couche la plus superficielle du parasite lui-même. Au-dessous de cette couche limitante, se trouvent de gros noyaux qui, autant que l'on puisse juger par les figures publiées, ont tout à fait la taille, la forme et la structure de noyaux de Métazoaires et n'ont aucun rapport avec les noyaux du parasite. Cependant, tandis que certains de ces noyaux, considérés comme des noyaux végétatifs de la *Glugea* par STEMPELL, dégénèrent par suite, dit l'auteur, d'une rupture d'équilibre entre la substance nucléaire et le cytoplasme du parasite, les autres seraient le siège de phénomènes extraordinaires de bourgeonnement ou de division multiple. C'est de cette multiplication que résulteraient les futurs sporontes qui tireraient du noyau végétatif leurs noyaux et même leur cytoplasme. Bien que des faits de ce genre aient été revus par AWERINZEW et FERMOR, l'interprétation qui en a été fournie s'est heurtée à une incrédulité générale. DOFLEIN (1916), WEISSENBERG (1911), MRAZEK (1910), ont considéré ces gros noyaux comme des noyaux de l'hôte. L'un de nous (1922) dans son étude sur *Glugea danilewskyi*, a donné de nouveaux arguments en faveur de cette dernière interprétation.

Mais, s'il est admis que les noyaux décrits par STEMPELL sont bien des noyaux des cellules de l'hôte qui ont pénétré dans la masse du kyste, comment concevoir que ces noyaux aient pu paraître être le siège de phénomènes de multiplication et de prolifération ayant abouti à la production de sporontes ? Nous basant sur ce que nous avons observé du développement intranucléaire de la *Plistophora* de l'organe de Bidder, nous nous demandons si STEMPELL n'aurait pas été en présence de phénomènes analogues et si la seule erreur qu'il ait commise ne serait pas d'avoir méconnu la nature des gros noyaux en les prenant pour des noyaux végétatifs du parasite lui-même, alors qu'il s'agissait peut-être de noyaux de l'hôte parasités et à l'intérieur desquels le Sporozoaire présentait les stades préliminaires de son évolution.

D. *Infiltration diffuse dans le tissu conjonctif.*

Nous ne dirons que quelques mots de cette évolution qui ne présente rien de bien caractéristique. Ainsi que nous l'avons fait remarquer, lorsqu'un ovocyte a été détruit par l'action conjuguée du parasite et des phagocytes, il persiste à sa place une sorte de cicatrice, dans laquelle on observe de très nombreuses cellules folliculaires, des leucocytes, des débris du cytoplasme de l'ovocyte avec, parfois encore, à l'intérieur de ces plages cytoplasmiques, des parasites à divers stades d'évolution. On y rencontre aussi des pansporoblastes libres, renfermant des sporoblastes en transformation ou plus fréquemment des spores achevées. Parfois la sporogonie paraît se faire à l'intérieur de cellules folliculaires. Ces zones cicatricielles sont peu à peu remaniées, les pansporoblastes se trouvent rompus pour la plupart et les spores disséminées, dans le tissu conjonctif qui occupe le centre de l'organe de Bidder (Pl. 1, fig. D). Peut-être est-ce de cette zone que partent les cellules migratrices infectées qui vont ensuite disséminer le parasite en pénétrant dans de nouveaux ovocytes ?

SIGNIFICATION DES DEUX TYPES D'ÉVOLUTION.

Le principal intérêt du travail que nous présentons aujourd'hui nous paraît résider dans le fait que, grâce à leur distribution dans des ovocytes différents, nous avons pu mettre hors de doute l'exis-

tence de deux types d'évolution de la Microsporidie, caractérisés non seulement par la dimension des spores, mais aussi par l'allure dissemblable des deux sortes de schizogonie et de sporogonie [1]. Certes, ce n'est pas la première fois que l'on signale, dans ce groupe de Sporozoaires, l'existence de deux sortes de spores plus ou moins nettement séparables. HESSE (1903) distingua, dans *Thelohania janus*, deux sortes de pansporoblastes, les uns à 4 spores de grande taille, réniformes, mesurant 6 μ de long sur 2 μ de large, les autres à 8 spores, plus petites, ovoïdes, n'ayant que 3 μ de long sur 2 μ de large. Le même auteur (1904), dans *T. legeri*, reconnut l'existence de macrospores de 12 μ et de microspores de 6 à 8 μ. SCHRÖDER (1909) signale aussi, dans *T. chaetogastris*, des macrospores de 6 μ sur 4 μ et des microspores plus nombreuses de 4 μ sur 3 μ. Des faits de même ordre ont été décrits par STRICKLAND (1913) chez *T. fibrata* et par DUNKERLEY (1912) chez *T. ovata*. KUDO (1922-1924) a retrouvé, chez *T. opacita*, l'existence de sporontes tétrasporés et octosporés donnant réciproquement de grandes et de petites spores. Déjà LÉGER (1897) avait noté, chez *T. varians*, des macrospores mesurant 8 μ de long et des microspores n'ayant que 4 à 5 μ. Un semblable dimorphisme des spores a été constaté dans *Gurleya legeri* par HESSE (1903) et par MACKINNON (1911) et, dans *G. richardi*, par CÉPÈDE (1911). Cette distinction entre macrospores et microspores a été retrouvée par GUYÉNOT et NAVILLE (1922) dans *Plistophora (Glugea) danilewskyi*, où les spores mesurent réciproquement 4 et 3 μ de long. DEBAISIEUX a aussi constaté une différence de taille entre les spores de cette espèce, mais sans y attacher d'importance fondamentale, considérant qu'il n'y a pas de limite tranchée entre les deux sortes de spores. Le même auteur a observé une différence de même ordre et de même signification dans les spores de *G. mulleri*. Cette distinction entre macrospores et microspores se retrouve fréquemment chez les *Plistophora*. D'après SCHUBERG (1910), les macros-

[1] Des observateurs qui auraient vu séparément les deux types d'évolution en auraient fait, à coup sûr, des espèces différentes. Il est toutefois impossible de s'arrêter à une hypothèse de ce genre, considérant les deux évolutions comme appartenant à deux parasites ; il serait plus qu'invraisemblable qu'aussi bien chez la Couleuvre que chez le Crapaud, deux Microsporidies puissent se développer parallèlement, toujours ensemble, dans les mêmes organes et les mêmes cellules.

pores de *P. longifilis* mesurent 12 μ sur 6 μ, tandis que les microspores n'ont que 3 μ sur 2 μ. Les kystes de *P. mirandellae* sont, d'après VANEY et CONTE (1901), de deux sortes. Les plus petits renferment des microspores de 7 μ,5 sur 4 μ et les plus grands des macrospores ayant 12 μ sur 6 μ. AUERBACH (1910) a noté chez *P. elegans* des macrospores de 10 μ sur 4 μ et des microspores dont les dimensions ne sont pas indiquées. Chez *P. simuli*, LUTZ et SPLENDORE (1904) distinguent des grandes spores (forme α) ayant 5 μ,5 à 8 μ,5 et des spores plus petites (forme β) mesurant 4 μ,5 à 5 μ,5. En présence de ces faits, la question s'est naturellement posée de savoir s'il fallait attacher une importance considérable à ces différences de taille des spores ou si l'on n'avait affaire qu'à des variations secondaires, tenant à la nature des conditions de développement. C'est un fait bien connu de tous ceux qui ont travaillé sur ces organismes que la taille des spores présente une certaine échelle de variabilité. Chez *Nosema marionis*, on a observé des spores variant comme longueur de 1,5 à 7 μ; cette variation est de 2,5 à 5 μ, chez *Nosema pulicis*, de 2 à 6 μ chez *Stempellia mutabilis* et de 12 μ,5 à 16 μ,5 chez *S. magna*. Aussi plusieurs auteurs, et notamment KUDO (1924), dans sa très belle monographie des Microsporidies, sont-ils portés à ne voir dans ces différences que le résultat de variations dans la rapidité de développement et l'intensité des divisions précédant la sporogenèse, dues sans doute à des conditions dissemblables de multiplication du parasite. Les écarts maximum n'auraient guère que la valeur d'anomalies. Ce serait le cas, d'après KUDO, au moins chez les *Thelohania*.

Par contre, d'autres auteurs ont cru reconnaître entre les deux sortes de spores des différences de structure, ou ont cru pouvoir leur attribuer des significations différentes au point de vue du cycle évolutif. Ainsi, d'après HESSE (1903), les microspores de *T. janus* et de *Gurleya legeri* pourraient dévaginer un filament, tandis que les macrospores de ces espèces ne réagiraient pas de la même façon aux réactifs. Par contre, KUDO a constaté la présence des filaments dans les deux sortes de spores de *T. opacita*. Dans leur étude de *Plistophora (Glugea) danilewskyi*, GUYÉNOT et NAVILLE ont maintes fois constaté que les frottis de spores provenant de kystes différents se comportaient d'une façon dissemblable, vis-à-vis des réactifs permettant l'expulsion du filament polaire. Tandis que, dans certains cas, presque toutes les spores

traitées par l'acide chlorhydrique dilué émettaient des filaments, dans d'autres cas ce traitement n'était suivi d'aucun effet. Ces auteurs n'avaient pas alors attribué grande importance à cette dissemblance de comportement, la mettant sur le compte de différences dans la maturité des spores. Il est possible que les deux sortes de spores ne réagissent pas de la même façon aux réactifs, sans que, pour autant, leur structure soit fondamentalement différente.

Une autre conception a été émise par Vaney et Conte (1901), à propos des deux formes de spores de *P. mirandellae.* Les macrospores serviraient à l'autoinfection, tandis que les microspores constitueraient les véritables formes de dissémination du parasite d'un hôte à l'autre. Toutefois, cette vue paraît n'avoir reçu, depuis, aucune confirmation.

Il est bien évident que l'appréciation de la valeur des deux sortes de spores se heurte à d'énormes difficultés, tant que l'on ne considère que la seule dimension des spores. Un progrès important dans l'étude de cette question a été réalisé lorsque Guyénot et Naville (1922) ont montré que les deux sortes de spores de *Plistophora (Glugea) danilewskyi*, bien que peu différentes l'une de l'autre au point de vue de la taille (dimensions moyennes 4 μ et 3 μ), étaient l'aboutissement de deux types distincts de sporulation. Ceux-ci ne sauraient être considérés, comme c'est probablement le cas pour d'autres espèces, comme se ramenant à une différence dans le nombre des divisions du sporonte; dans la macrosporogenèse, les sporontes sont plus volumineux, à protoplasme plus colorable et à noyaux plus gros, tandis que la microsporogenèse se fait dans des sporontes à protoplasme presqu'incolorable, à noyaux petits et plus nombreux. Aussi les auteurs ont-ils surtout distingué une évolution *macronucléée* et une évolution *micronucléée.* Cette distinction qui ne s'était imposée à leur esprit que peu à peu, et par l'examen prolongé d'un matériel exceptionnellement abondant, pouvait être encore considérée comme douteuse du fait que presque toujours les deux types de sporogonie se trouvaient réunis dans les mêmes formations kystiques. L'étude que nous venons de faire de *Plistophora bufonis* met cette différence hors de doute, puisque les deux types d'évolution ont pu être suivis dans des ovocytes différents et que les dissemblances portent, non seulement sur la sporogonie, mais aussi sur la schizogonie.

Si l'existence de ces deux types de développement est ainsi rendue certaine, au moins dans les deux espèces que nous avons étudiées, leur signification relative reste beaucoup plus douteuse. Guyénot et Naville avaient suggéré, à titre de simple hypothèse, que le cycle micronucléé pourrait correspondre à un développement parthénogénétique et le cycle macronucléé à l'évolution sexuée normale. Ce qui donnait un certain poids à cette hypothèse, c'était l'existence, observée dans de rares cas, de formes en virgules, faisant penser à des gamètes. Mais, outre que la fécondation n'avait pas été observée, nous n'avons depuis rien retrouvé qui correspondît à ces aspects énigmatiques. La présence, dans le cycle microsporé de *P. bufonis*, de cinèses montrant un nombre impair, c'est-à-dire un nombre vraisemblablement haploïde de chromosomes, nous était d'abord apparue comme pouvant donner un appui solide à cette hypothèse. Mais, il est évident que cette constatation n'aurait eu toute sa valeur que si nous avions pu compter les granules chromatiques dans les formes, à plus gros noyau, aboutissant aux macrospores. Malheureusement, les cinèses de cette partie du cycle étaient beaucoup plus rares; elles ne montraient que des figures d'anaphase ou de télophase où toute numération était impossible, en raison de l'empâtement des éléments chromatiques. Aucune preuve décisive n'a donc pu être tirée de cette étude.

Nous tenons, à ce sujet, à insister sur la différence que présentent les deux cycles, non seulement au point de vue des aspects nucléaires, mais aussi en ce qui concerne la fréquence des divisions. Cette dissemblance ne peut être vraisemblablement attribuée à des conditions de milieu, puisque fréquemment les deux évolutions se rencontrent, côte à côte, avec tous leurs caractères distinctifs, dans un même ovocyte. Cette constatation montre aussi qu'il serait vain d'attribuer à des circonstances externes la différence existant entre les deux types de schizogonie et de sporogonie.

Bien que nous soyons fortement portés à voir un rapport entre les deux cycles d'évolution et le développement sexué du parasite, nous estimons qu'il règne encore trop d'incertitude sur le mode et le moment exact de la fécondation, pour qu'il soit prudent d'ajouter à celles qui existent une hypothèse nouvelle. Tantôt, en effet, on a placé la fécondation dans le germe sortant de la spore, comme chez les Myxosporidies, tantôt on a décrit une hétérogamie ou une

autogamie précédant la formation des sporoblastes. Quand il y a tant d'opinions, il est difficile, en l'absence de confirmations nombreuses, de dire quelle peut être la bonne.

Nous voulons encore faire une remarque relative à l'état haploïde des sporontes de la microsporogenèse. Cette condition, qui paraît, à première vue, être un argument en faveur d'un développement parthénogénétique de ces éléments, perd beaucoup de sa valeur si l'on tient compte des découvertes qui ont été faites, à ce point de vue, chez d'autres Sporozoaires. Chez les *Aggregata*, en effet, les recherches de Dobell (1915), confirmées et étendues par Naville (1925), celles de Jameson (1915) sur la Grégarine *Diplocystis schneideri*, ont montré que presque tout le développement du parasite se fait à l'état haploïde; la phase diploïde se trouve réduite à la courte période qui sépare la fécondation de la première division du zygote. On peut dès lors se demander si la schizogonie et la sporogonie des Microsporidies ne se passent pas toutes entières pendant la phase haploïde. Si notre étude aboutit à poser plus de questions qu'elle ne permet d'en résoudre, elle montre du moins que la connaissance du cycle évolutif des Microsporidies est peut-être moins complète que ne le pensent certains auteurs.

Systématique.

Comparaison avec *Bertramia bufonis* King.

Le parasite que nous avons étudié paraît rentrer, d'après son mode de sporulation, dans le genre *Plistophora*. Bien que, surtout dans la macrosporogenèse, les pansporoblastes renferment le plus souvent 4, 8 ou 16 spores, ce nombre ne paraît pas absolument constant; dans la microsporogenèse, le nombre des spores, compris en général entre 32 et 64, paraît plus variable encore, ce qui tient peut-être à la difficulté plus grande des numérations.

La Microsporidie qui parasite l'organe de Bidder présente d'autre part d'indéniables affinités avec celle que l'un de nous a précédemment étudiée (1922) dans la Couleuvre et que Debaisieux a décrit sous le nom de *Glugea danilewskyi*. Si nous ne connaissions ce parasite que par les descriptions de cet auteur, nous n'hésiterions pas à le séparer nettement de *Plistophora bufonis*, en raison de l'autoga-

mie que Debaisieux a constatée dans les sporontes, avant leur division en deux sporoblastes. Par contre, dans l'étude que l'un de nous a faite de cette Microsporidie, ce type de sporulation n'a pu être retrouvé et les phases observées étaient, à tous points de vue, comparables à celles présentées par le nouveau parasite. Les deux formes ne diffèrent guère que par la dimension des spores et encore cette dissemblance est-elle peu significative. Les spores de la Microsporidie de la Couleuvre mesurent de 3 à 4 μ tandis que celles du parasite du Crapaud ont de 4 à 5 μ,5 pour les macrospores et de 2,8 à 3 μ,2 pour les microspores. Ce qui contribue à rendre incertaine la détermination des deux espèces, c'est que *Glugea danilewskyi* a été signalée non seulement dans divers Reptiles, mais aussi chez *Rana temporaria* (Pfeiffer, 1895). Bien que nous ayons quelque arrière pensée au sujet de la séparation des deux espèces, toutefois, pour ne pas tomber dans l'excès inverse et pour ne pas paraître confirmer par une synonymie prématurée une assimilation encore incertaine, nous décrivons le parasite de l'organe de Bidder du Crapaud sous le nom de *Plistophora bufonis*.

Reste la question de savoir quels sont les rapports entre ce parasite et *Bertramia bufonis*, décrite par H. D. King (1907) dans les ovocytes de l'organe de Bidder de *Bufo lentiginosus*. N'ayant pas vu les coupes étudiées par King et les figures publiées par cet auteur étant assez sommaires, il nous est difficile de nous faire une opinion précise. Nous dirons seulement que les phases de schizogonie et de sporogonie sont tout à fait comparables à ce que nous avons nous-mêmes observé. Les raisons pour lesquelles King a cru devoir classer le parasite parmi les Haplosporidies ne ressortent d'ailleurs pas clairement de son étude, et cette assimilation a donné lieu à des critiques que nous croyons justifiées. La seule différence importante entre les deux Sporozoaires, qui se développent tous deux dans les organes de Bidder d'espèces voisines, réside dans la taille et la structure des spores. A l'intérieur de pansporoblastes, King a vu se former une trentaine d'éléments allongés, pouvant atteindre 8 μ de long qu'elle considère comme des spores. Dans un cas, ces spores ont une seule vacuole renfermant un, puis deux noyaux, dans l'autre, deux vacuoles renfermant chacune un noyau. Ces noyaux paraissent disparaître, puis l'élément se colore d'une façon intense et uniforme, sans qu'aucune structure ait pu être précisée à son intérieur. Il est certain que si c'étaient là de véritables spores,

le parasite serait très différent de celui que nous venons d'étudier. Par contre, les figures données par King offrent de frappantes analogies avec l'aspect que présentent les sporoblastes et spécialement ces formes enfumées, très longues, avec un ou parfois deux noyaux dans une vacuole, que nous avons considérées comme des sporoblastes présentant une évolution aberrante. Il est donc fort possible que King n'ait pas observé dans ses préparations la véritable formation des spores normales (d'autant que dans un ovocyte à cytoplasme paraissant altéré nous n'avons rencontré, en fait de spores, que ces éléments anormaux) et que *Bertramia bufonis* doive être un jour considérée comme synonyme de *Plistophora bufonis*.

Résumé et conclusions.

I. *Plistophora bufonis* n. sp. se développe à l'intérieur des ovocytes de l'organe de Bidder de *Bufo vulgaris*, dont elle entraîne la destruction progressive. Le parasite présente deux types d'évolution, superposables à ceux décrits par Guyénot et Naville (1922) chez *Plistophora (Glugea) danilewskyi*. Ces deux formes de développement peuvent être observées séparément dans des ovocytes différents ou se trouver réunies dans un même élément.

II. L'évolution aboutissant à la production de macrospores comprend une schizogonie à éléments gros, à protoplasme vacuolaire et à noyaux volumineux, et une sporogonie dans laquelle les sporontes forment, par division multiple, des plasmodes plurinucléés se décomposant en un nombre assez défini (4, 8, 16 environ) de sporoblastes donnant chacun une grosse spore (4 μ à 5 μ,5).

III. L'évolution aboutissant à la production de microspores présente une schizogonie dans laquelle les formes végétatives sont petites, à nombreux noyaux et parfois en forme de filaments mycéliens. Les sporontes forment des plasmodes dans lesquels leurs noyaux se multiplient par une série de caryocinèses typiques, montrant, avec une constance presque absolue, trois grains chromatiques. A l'intérieur de ces plasmodes s'individualisent un nombre élevé de petits sporoblastes (32 à 64 environ) donnant autant de microspores (2 μ,8 à 3 μ,2).

IV. Les rapports entre ces deux formes de développement, dont l'existence est mise hors de doute, sont discutés en tenant compte de l'état haploïde des individus de la microsporogenèse. Toutefois, aucune conclusion précise n'a pu être formulée touchant leur véritable signification.

V. Le parasite peut aussi se développer à l'intérieur de cellules folliculaires qui pénètrent dans les ovocytes; la schizogonie et surtout la sporogonie se passent soit dans le cytoplasme de ces cellules, soit, ce qui est plus remarquable, à l'intérieur de leurs noyaux. Ces cellules parasitées, que l'on retrouve dans le stroma conjonctif, jouent probablement un rôle dans la dissémination du parasite à l'intérieur de l'organe.

VI. Les affinités de *Plistophora bufonis* et de *Plistophora (Glugea) danilewskyi* qui parasite non seulement des Reptiles, mais aussi des Batraciens, sont discutées. Il est probable que *Bertramia bufonis*, parasite de l'organe de Bidder d'une autre espèce de Crapaud et que King a classé parmi les Haplosporidies, est identique à *P. bufonis*.

AUTEURS CITÉS

1910. AUERBACH (M.). *Zwei neue Cnidosporidien aus Cyprinoiden Fische.* Zool. Anz., Bd. 35, p. 440-441.

1911. AWERINZEW (S.) et FERMOR (K.). *Studien über parasitischen Protozoen. Zur Frage über die Sporenbildung bei Glugea anomala.* Arch. f. Protist., Bd. 23, p. 1-6.

1911. CÉPÈDE (C.). *Sur la présence de Diaptomus castor Jurine dans les mares des dunes de Wimereux-Ambleteuse et description de Gurleya richardi n. sp., Microsporidie nouvelle parasite de ce Copépode d'eau douce.* Ann. Biol. lacust., Tome 5, p. 27-32.

1919. DEBAISIEUX (P.). *Etudes sur les Microsporidies. II. Glugea danilewskyi L. Pfr. III. Glugea mulleri L. Pfr.* La Cellule, Tome 30, p. 153-183.

1920. — *Etudes sur les Microsporidies. IV. Glugea anomala Monz.* La Cellule, Tome 30, p. 217-243.

1915. DOBELL (C.) et JAMESON (A. P.). *The chromosome cycle in Coccidia and Gregarinas.* Proc. R. Soc., Vol. 89, p. 83.

1912. DUNKERLEY (J. S.). *On the occurence of Thelohania and Prowazekia in anthomyid flies.* Centralb. Bak., Bd. 62, p. 136-137.

1922. GUYÉNOT (E.) et NAVILLE (A.). *Recherches sur le parasitisme et l'évolution d'une Microsporidie, Glugea danilewskyi* (?). Rev. suisse Zool., Tome 30, p. 1-61.

1925. GUYÉNOT (E.), NAVILLE (A.) et PONSE (K.). *Deux Microsporidies parasites de Trématodes.* Rev. suisse Zool., Tome 31, p. 399-421.

1926. GUYÉNOT (E.) et PONSE (K.). *Constance numérique des chromosomes chez une Microsporidie, Plistophora bufonis n. sp.* C. R. Soc. Biol., Tome 94, p. 3.

1903. HESSE (E.). *Sur une Microsporidie tetrasporée du genre Gurleya.* C. R. Soc. Biol., Tome 55, p. 495-496.

1903. — *Sur la présence de Microsporidies du genre Thelohania chez les Insectes.* C. R. Acad. Sc., Tome 137, p. 418-419.

1907. KING (H. D.). *Bertramia bufonis, a new Sporozoan parasite of Bufo lengitinosus.* Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, Vol. 59, p. 273.

1922. KUDO (R.). *Studies on Microsporidia parasitic in mosquitoes.* Trans. amer. micr. Soc., Tome 40, p. 70-77.

1924. — *A biologic and taxinomic study of the Microsporidia.* Illinois Biol. Monog., Vol. 9, p. 1-268.

1897. Leger (L.). *Sur une nouvelle Myxosporidie de la famille des Glugeidées.* C. R. Acad. Sc., Tome 125, p. 260-262.

1904. Lutz (A.) et Splendore (A.). *Ueber Pebrine und verwandte Mikrosporidien. Nachtrag zur ersten Mitteilung.* Centralb. Bak., Bd. 36, p. 645-650.

1911. Mackinnon (D. L.). *On some more protozoan parasites from Trichoptera.* Parasit., Vol. 4, p. 28-38,

1925. Naville (A.). *Recherches sur le cycle sporogonique des Aggregata.* Rev. suisse Zool., Vol. 32, p. 125-179.

1909. Schröder (O.). *Thelohania chaetogastris, eine neue in Chaetogaster diaphanus Gruith schmarotzende Microsporidienart.* Arch. Prot., Bd. 14, p. 119-133.

1910. Schuberg (A.). *Ueber Mikrosporidien aus dem Hoden der Barbe und durch sie verursachte Hypertrophie der Kerne.* Arb. kais. Gesundh., Bd. 33, p. 401-434.

1904. Stempell (W.). *Ueber Nosema anomalum Moniez.* Zool. Jahrb. Anat., Bd. 16, p. 235-272.

1913. Strickland (E. H.). *Further observations on the parasites of Simulium larvae.* Jour. Morph., Vol. 24, p. 43-102.

1901. Vaney (C.) et Conte (A.). *Sur une nouvelle Microsporidie, Pleistophora mirandellae, parasite de l'ovaire d'Alburnus mirandella.* Blanch. C. R. Acad. Sc., Tome 133, p. 644-646.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

Fig. A. — Coupe passant à travers un ovocyte renfermant l'évolution macrosporée de *P. bufonis* (× 2500).

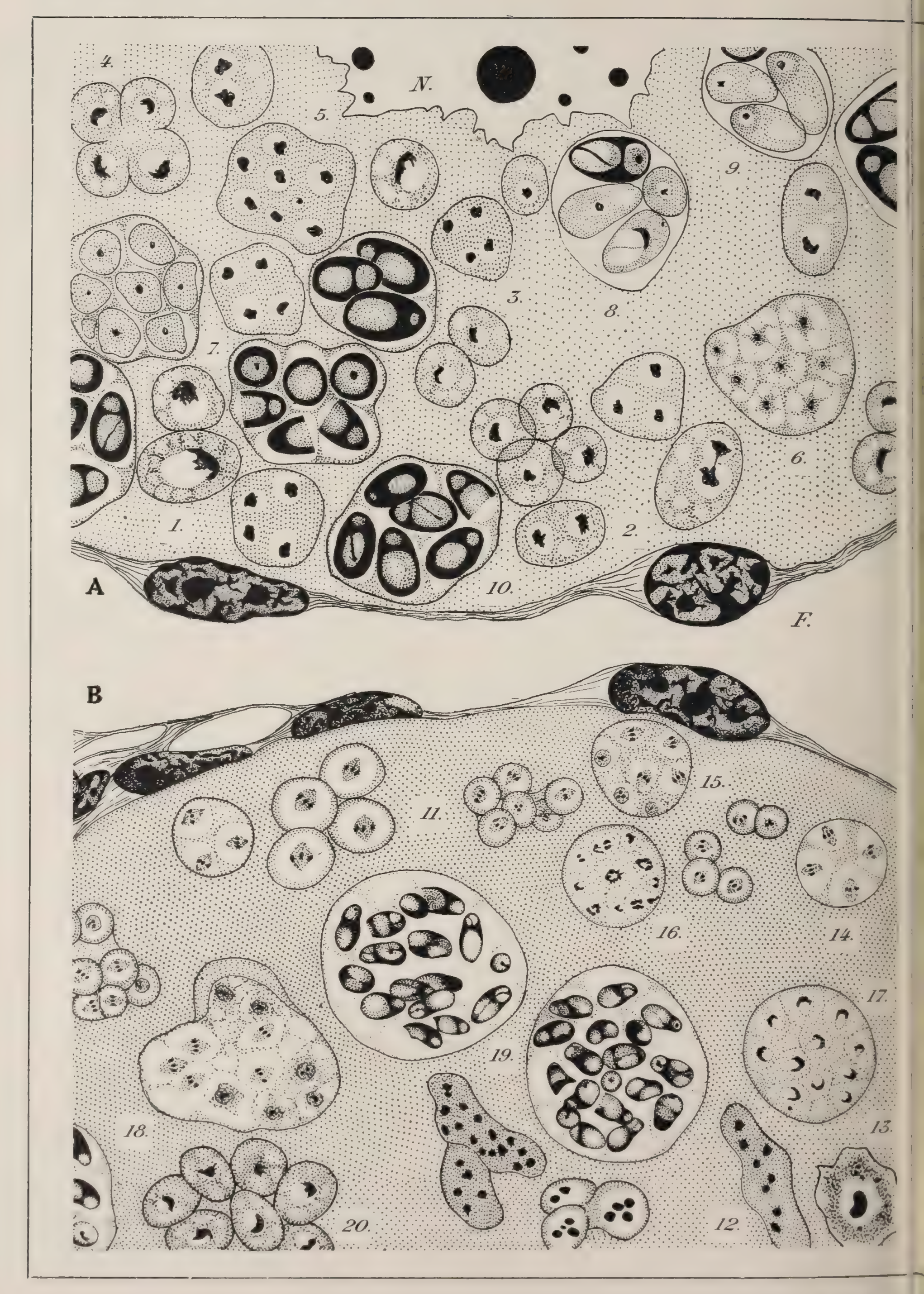
N = noyau de l'ovocyte.
F = cellules folliculaires.
1 = schizonte à un seul noyau.
2 = schizonte binucléé, à gauche, et schizonte initial dont le noyau se divise, à droite.
3 = sporonte à 4 noyaux.
4 = schizontes uninucléés provenant de la dissociation d'un stade quatre.
5 = sporonte formant un plasmode à 8 noyaux.
6 = individualisation des sporoblastes dans un plasmode à 8 noyaux.
7 = (à gauche) plasmode dans lequel les sporoblastes sont individualisés et encore arrondis.
8 = sporoblastes (4), se transformant en spores.
9 = sporoblastes montrant l'individualisation du germe.
10 = spores à l'intérieur du pansporoblaste, avec les reliquats du réseau (même figure au-dessus et à gauche).

Fig. B. — Coupe passant à travers un ovocyte renfermant l'évolution microsporée de *P. bufonis* (× 2500).

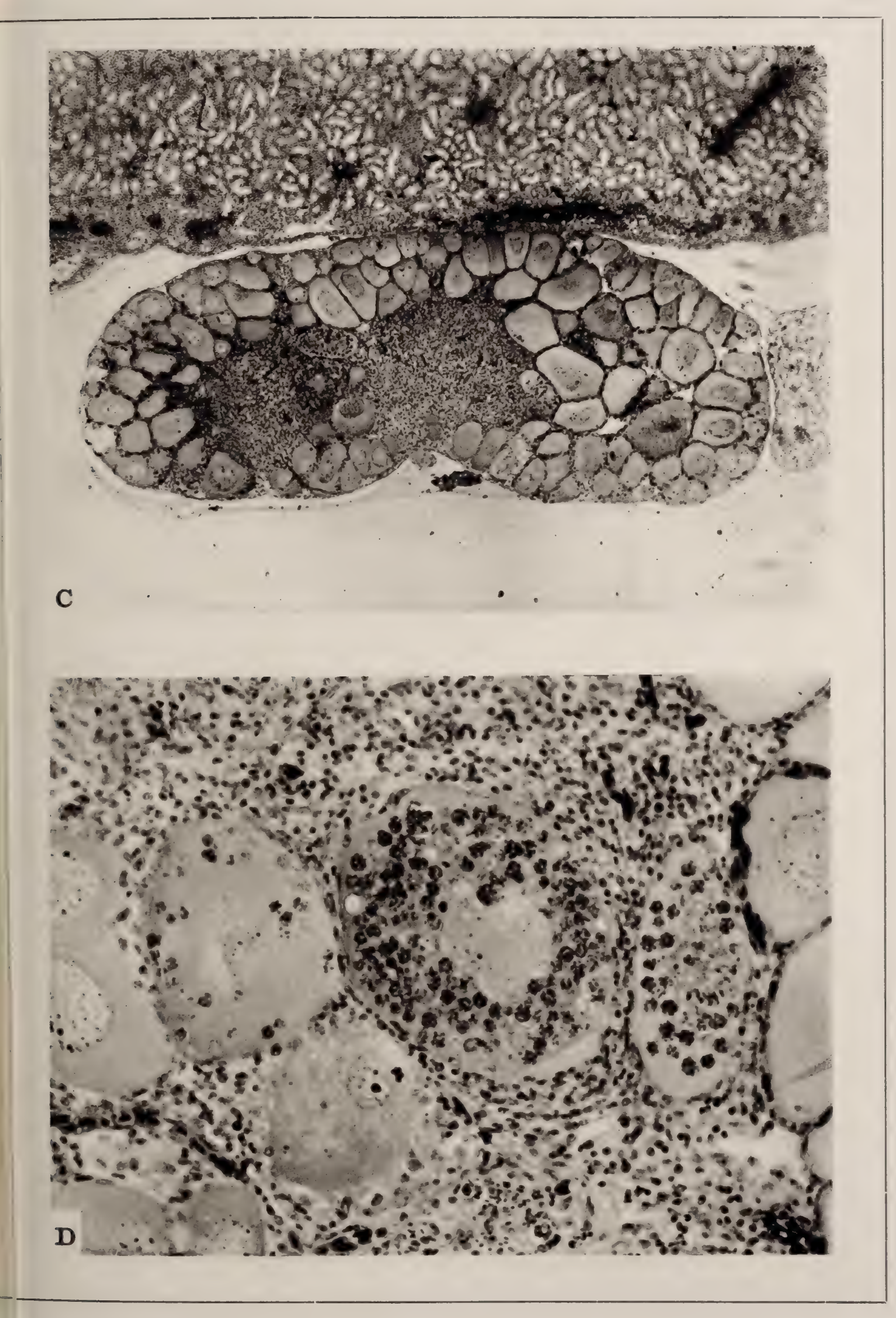
11 = sporontes présentant des divisions caryocinétiques de leur noyau.
12 = plasmodes allongés de la schizogonie.
13 = stade d'interprétation douteuse représentant peut-être un schizonte initial.
14 = divisions caryocinétiques dans le sporonte.
15 = plasmode à environ 8 noyaux, dont quelques-uns au repos montrant le caryosome, les autres en division.
16 = figures d'anaphase et de télophase.
17 = individualisation des sporoblastes montrant leur noyau en croissant.
18 = plasmode à plusieurs noyaux encore en division.
19 = pansporoblastes renfermant les spores achevées.
20 = individualisation, par division multiple, d'individus paraissant être le terme de la schizogonie.

Fig. C. — Photographie d'une coupe de l'organe de Bidder, montrant les ovocytes et la masse conjonctive centrale résultant de la destruction des éléments ovariens; cette masse est cloisonnée par une bande transversale, constituée par 3 ovocytes bourrés de pansporoblastes et de stades d'évolution du parasite (× 42).

Fig. D. — Photographie d'une portion de l'organe de Bidder montrant plus en détail trois ovocytes parasités. Dans celui de gauche, rares pansporoblastes et plasmodes isolés dans le cytoplasme; au milieu et à droite, on voit surtout de nombreux pansporoblastes; dans le tissu conjonctif, en bas, spores isolées au milieu des cellules (× 261).



E. Guyénot et K. P


C
D

Vol. 33, nº 3. — Avril 1926.

TRAVAUX DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE ET ANATOMIE COMPARÉE
DE L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE

Notes sur les Eolidiens

Un Eolidien d'eau saumâtre. Origine des nématocystes. Zooxanthelles et homochromie.

PAR

André NAVILLE

Chef des Travaux de Zoologie à la Faculté des Sciences de Genève.

Avec 9 figures dans le texte.

SOMMAIRE:

INTRODUCTION

Au cours d'un séjour au Laboratoire de Luc-sur-Mer, en août 1925, j'ai rencontré un petit Eolidien sur des *Cordylophora lacustris*, vivant dans le canal de Caen à la mer. Le fait de l'existence, dans une eau presque douce, d'un représentant du groupe des Nudibranches me sembla mériter une étude. D'autre part, depuis la note de LABBÉ, la question de l'origine exogène des nématocystes des Eolidiens revenant sur le tapis, il me sembla que ce cas particulier constituait un argument de plus en faveur de la théorie de S. WRIGHT. Ceci m'engagea à étudier à nouveau la genèse des nématocystes d'*Aeolidiella alderi* Cocks, commune sur les côtes du Calvados et qui semble s'y nourrir presque exclusivement sur *Heliactis bellis* Ell. L'étude d'*Aeolidiella alderi* me révéla un autre fait que je crois intéressant: celui de sa symbiose avec une Algue du groupe des Xanthelles. Cette Algue se retrouve identique dans les tissus d'*Heliactis bellis* et l'homochromie de ce Nudibranche par rapport au Coelentéré dont il se nourrit est certainement due à la présence de l'Algue dans l'hépatopancréas du Mollusque et dans le tissu conjonctif du Coelentéré. Ce fait explique, dans un cas au moins, cette curieuse homochromie que CUÉNOT a déjà signalé chez divers Eolidiens.

Je tiens à remercier ici mon maître, M. le professeur GUYÉNOT, qui a bien voulu revoir mon travail, ainsi que M. le professeur MERCIER, directeur du Laboratoire de Luc-sur-Mer, qui a eu l'obligeance de me recevoir dans son laboratoire et de m'aider de ses conseils. A ces deux maîtres va toute ma gratitude.

Sur la présence d'un Eolidien vivant sur des Cordylophora lacustris dans le canal de Caen à la mer.

En examinant, au Laboratoire de Luc-sur-Mer, des *Cordylophora lacustris* Allman que j'avais récoltées sur les piliers du Pont de Bénouville, à 4 kilomètres en amont de Ouystreham, dans le canal de Caen à la mer, mon attention fut attirée par la présence de nombreux Eolidiens, de 3^{mm} à 5^{mm} de longueur en moyenne, et qui broutaient ces Hydraires.

Ces petits Nudibranches, au corps allongé, présentent de chaque côté du corps cinq à six touffes de papilles très allongées, mobiles, se contractant facilement au moindre contact, et dont la taille diminue de l'avant à l'arrière. Chaque touffe de papilles ou cerates

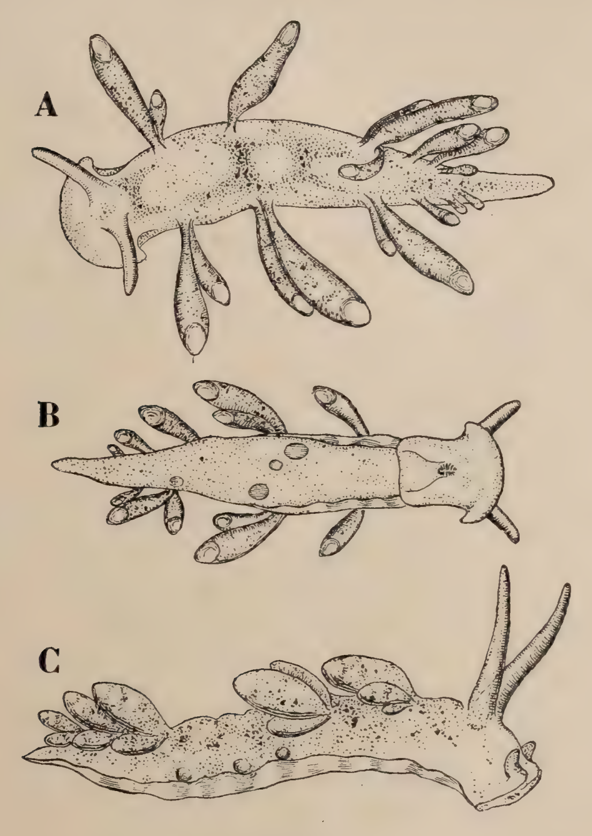


FIG. 1.
Embletonia pallida Ald. et Hanc. du Canal de Caen à la mer.
A = vue dorsale; B = vue ventrale; C = vue latérale.

est habituellement composée de deux à trois éléments dont la taille décroit rapidement lorsque l'on s'éloigne du plan sagittal du corps. L'extrémité des papilles présente une petite ampoule terminale; l'examen histologique montre que c'est en réalité un cnidosac tel qu'il a été étudié chez d'autres Eolidiens (fig. 2, C).

La partie postérieure du corps est allongée en forme de pointe

et dépasse en arrière l'extrémité des dernières papilles de l'animal. La sole plantaire, vue de la face ventrale, est habituellement ornée de quelques taches orangées d'aspect ovale et d'un faible diamètre. Quant à la tête, la face antérieure portant la bouche, petite fente verticale, est le plus souvent dirigée en bas (fig. 1, B). Cette face antérieure est de forme trapézoïde comme le montre la figure 1, B. Les deux angles supérieurs sont habituellement prolongés en pointes recourbées en arrière, comme l'indique la figure 1, C. Ces appendices, toujours courts, ne représentent pas, à proprement parler, des organes distincts, mais ne sont que les prolongements latéraux de la partie antérieure de la tête. Ces processus latéraux ne sont, d'ailleurs, nettement visibles que sur des animaux adultes. Quant à la face dorsale de la tête, elle porte deux rhinophores assez grands, de la même taille que les papilles les plus longues. Ces rhinophores ne présentent pas de striation annulaire, mais sont entièrement lisses.

D'autre part, l'examen microscopique permet de voir, chez certains individus, l'orifice génital qui se trouve toujours sur la face droite de la portion postérieure de la tête.

Ces caractères réunis permettent de rattacher cette forme, avec certitude, au genre *Embletonia* (Alder et Hancock, 1845-1865), caractérisé par l'existence de deux appendices céphaliques et un pore génital situé, ainsi que l'anus, sur le côté droit de l'animal. Parmis les espèces d'*Embletonia* actuellement décrites, seule l'*Embletonia pallida* Ald. et Hanc. présente des affinités certaines avec la forme trouvée dans le canal de Caen à la mer. La description, d'ailleur très précise, de Meyer et Möbius (1865-72), peut se rapporter en tous points à la forme trouvée: même forme allongée, présentant des papilles très grèles, même coloris grisâtre dû à la présence de chromatophores irrégulièrement répartis et produisant des marbrures sur le dos et sur les papilles. Un seul caractère anatomique permet de distinguer la forme d'*Embletonia pallida* observée par Meyer et Möbius dans la Baie de Kiel de la forme que j'ai eue entre les mains: c'est la constitution de la radule. Meyer et Möbius n'ont, en effet, jamais rencontré plus de 42 éléments dans la radule d'*E. pallida* provenant de Kiel. Les exemplaires d'*Embletonia* récoltés à Benouville montrent toujours, par contre, entre 45 et 50 éléments. Cette faible différence mise à part, les deux races sont certainement identiques et je rattacherai, provisoirement du

moins, l'Eolidien trouvé à Bénouville à *Embletonia pallida* Ald. et Hanc., ne trouvant pas utile de créer pour cette forme une sous-espèce ou une variété (voir pour la forme des dents radulaires la fig. 2, A et B).

Un autre caractère qui rapproche ces deux formes est la ponte. Dans l'un et dans l'autre cas, la ponte à même apparence. Elle se présente comme une petite boule gélatineuse, transparente, de



Fig. 2.
Embletonia pallida Ald. et Hanc.
A et B = radula; C = papille dorsale; D = nématocystes contenus dans le sacs cnidophore; E = nématocystes de *Cordylophora lacustris* Allman.

1^{mm} à 2^{mm} de diamètre et contenant une quinzaine d'œufs blancs. Ces pontes sont fixées par un court pédoncule sur l'hydrocaule de l'Hydraire.

E. pallida est la seule espèce du genre qui possède une ponte de cette forme. Ce caractère biologique me semble important pour la spécification de l'espèce considérée.

Les conditions biologiques du canal de Caen à la mer.

Les conditions biologiques très particulières du canal de Caen à la mer ont déjà été étudiées, en 1886, par R. Le Sénéchal et plus récemment par Cuénot.

Ce canal, long de 14 kilomètres, est séparé de la mer par une écluse (à Ouystreham). L'apport d'eau a trois origines: 1° l'eau douce provenant du bassin de l'Orne; 2° l'eau de mer pénétrant dans le canal lors de l'ouverture de l'écluse; 3° les mares d'eau saumâtre dont les environs sont parsemés.

Nous ne possédons pas d'indication précise au sujet de la salure du canal de Caen et elle doit fortement varier suivant les endroits. Entre Ouystreham, situé à l'embouchure du canal, et Bénouville qui se trouve à 4 km. plus en amont, la salure varie, d'après les indications de Cuénot, entre 1 et 2 gr. de sel par litre d'eau. Quant au pourcentage précis des bases et des acides, nous ne le connaissons pas.

Les *Cordylophora lacustris* Allman, que l'on rencontre en très grande abondance sur les piliers du Pont de Bénouville, sont en compagnie de toute une faunule qui constitue un faciès très caractéristique de ce canal. Les piliers du pont sont entourés d'un revêtement, épais de 5 à 6 cm., formé d'un tapis de *Dreissensia cochleata* Kickx. de toutes tailles, entremêlées aux tubes de cette Annélide si intéressante que M. le professeur Mercier a découverte à cet endroit et que Fauvel a décrite sous le nom de *Mercierella enigmatica* Fauvel. On ne peut se faire une idée de l'abondance de ces deux espèces qui tapissent non seulement les pontons, mais les empierrements et les *Phragmites* qui bordent le canal.

Ce sont ces deux animaux sédentaires sur lesquels les colonies de *Cordylophora lacustris* sont fixées. Ces dernières sont surtout abondantes sur les piliers même du pont, à une profondeur de 0,50 à 1 mètre au-dessous de l'eau. Ces animaux servent d'abri à une multitude d'animaux libres dont un des plus caractéristiques est la *Nereïs diversicolor* O.-F. Müller, qui reste cependant presque toujours de faible taille. Les Isopodes sont représentés par des *Spheroma rugicauda* Leach et *Anthura gracilis* Mont. Tandis que les Amphipodes, beaucoup plus nombreux, trouvent un abri dans

les loges de vase construites par d'innombrables *Corophium volutator* Pallas, ces loges dissimulent des *Leptocheirus cornaurei* Sowinsky et quelques *Melita pellucida* O. Sars. Ajoutons que les *Gammarus duebeni* Lillj. nagent autour de ces colonies. Mais les deux animaux qui ont attiré mon attention sont principalement l'*Embletonia pallida* Ald. et Hanc., toujours accompagnée sur *Cordylophora lacustris* par une petite Planaire dont je n'ai pu déterminer exactement l'espèce. Ces deux animaux vivent, pendant une partie de leur existence tout au moins, sur les colonies de *Cordylophora lacustris*.

J'avais été très frappé, au premier abord, de rencontrer un Eolidien dans de l'eau presque douce, et j'ai été naturellement amené à étudier sur lui l'action de l'eau de mer et de l'eau douce. Malheureusement, il aurait fallu entreprendre une étude systématique en passant graduellement de l'eau saumâtre à l'eau douce et à l'eau marine. Si l'on plonge un individu d'*E. pallida* dans de l'eau de mer, il est tué en 1 à 2 minutes. Son passage dans l'eau douce a une action semblable, mais plus lente. Quant aux jeunes larves, l'eau douce, et surtout l'eau de mer, les tuent en quelques secondes. Ces résultats n'ont rien d'inattendu, car l'on sait fort bien que les animaux euryhalins sont parfois sensibles aux changements brusques de salinité. Ils présentent, cependant, un certain intérêt si l'on envisage les moyens de propagation de ces espèces.

Cordylophora lacustris et *Embletonia pallida* semblent bien avoir été importés dans le canal de Caen par les bateaux.

L'*Embletonia pallida*, figurée et signalée par Meyer et Möbius dans la Baie de Kiel, vit également dans une eau moins salée que l'eau de la Manche. Ce n'est cependant pas dans de l'eau saumâtre, puisque ces auteurs les ont trouvées sur des Tubulaires. Vayssière donne comme habitat de cette espèce les côtes de l'Angleterre et de la Norvège. Il semble donc que cette espèce s'accomode d'eaux de salinité variable ; on ne l'avait cependant jamais rencontrée dans de l'eau presque douce. Paul Schulze (1922) signale l'existence d'*Aeolis exigua* Ald. et Hanc. sur des *Cordylophora* de l'Allemagne du nord. Cette espèce ne pénètre jamais dans les eaux à très faible salinité.

Enfin, je rappelle que A. Luther (1902) et K. M. Levander (1914) ont rencontré l'*Adleria modesta* dans le golfe de Finlande, alors qu'en 1900 Dybowski décrivait déjà un petit Doridien

(*Ancylodoris baikalensis*) dans le lac Baïkal. Ceci montre le caractère euryhalin de quelques rares formes de Nudibranches.

Rapports faunistiques entre le canal de Caen à la mer et les faunes du nord de l'Europe.

Une chose frappe, au premier abord, le naturaliste qui examine la faune du canal de Caen: c'est l'existence d'un certain nombre de formes qui ne se rencontrent ni dans la mer, ni dans les eaux douces ou saumâtres avoisinantes. Elles ne peuvent donc pas provenir du filtrage des éléments faunistiques euryhalins à partir des milieux biologiques voisins. Ces quelques espèces ont une origine beaucoup plus lointaine. La *Melita pellucida* O. Sars, signalée par Mlle Legueux dans le canal, n'était connue jusqu'alors que dans une seule station et fut trouvée dans une grande mare saumâtre de la Norvège. Le cas de la *Mercierella enigmatica* Fauvel est analogue; les seules stations connues jusqu'à aujourd'hui sont les Docks de Londres et le port de Gandia (Espagne).

Enfin, *Cordylophora lacustris* a une répartition géographique très étendue, puisque cet Hydraire a été rencontré dans les cinq parties du monde (voir la carte de répartition donnée par Roch), mais son aire de distribution est nettement discontinue. Il est vrai que cette discontinuité est due en partie à la pauvreté de nos documents.

Abstraction faite du bassin de la Mer Noire et de la Caspienne, presque toutes les stations connues en Europe bordent la Baltique, quelques-unes également occupent les estuaires de la Mer du Nord et de la Mer d'Irlande. Enfin, dans certains cas, les *Cordylophora lacustris* remontent fort haut dans les rivières (en Allemagne surtout). Cette répartition nous incite à admettre que les *Cordylophora* du canal de Caen sont venues du nord, d'une des nombreuses stations qui bordent la Mer du Nord ou la Baltique, et que les chalutiers ont vraisemblablement opérés ce transport. Il existe, en effet, un trafic intense entre Caen et les ports scandinaves et anglais.

L'*Embletonia pallida* présente une répartition tout à fait analogue. Nous savons, en effet, que Meyer et Möbius l'ont trouvée dans la Baltique (Baie de Kiel). Alder et Hancock, puis Vayssière, considèrent cette espèce comme commune sur les côtes de Norvège et d'Angleterre. Il est également vraisemblable que l'*E. pallida*

fut importée du nord de l'Europe par les bateaux. Nulle part, cependant, on n'a signalé la présence de cette espèce sur *Cordylophora lacustris*. Le canal de Caen à la mer réalise, peut-être, des conditions de milieu compatibles avec l'existence simultanée de ces deux animaux.

Quant à la *Dreissensia cochleata*, elle n'est point rare sur les côtes de la Belgique et, à l'inverse de la *Dreissensia polymorpha*, supporte fort bien l'eau de mer. Les autres éléments faunistiques vivant en association avec la *Cordylophora lacustris* ont presque tous une origine qui n'est point douteuse.

L'étude de la faune du canal de Caen montre donc des apports faunistiques certains venant du nord de l'Europe; l'existence de l'*Embletonia pallida* en est un nouvel exemple. Le seul point qui reste à élucider est le mode de transport de cette espèce. Elle ne tolère pas l'eau de mer si elle s'y trouve brusquement transportée. Ses œufs et larves sont dans le même cas. Or, tout bateau venant du nord et franchissant l'écluse de Ouystreham s'expose à un changement de salure variant dans les proportions de 1 à 30 en quelques minutes. Mais cette objection n'est cependant pas absolue: *E. pallida* peut avoir été introduit en France dans l'eau des cales d'un chalutier ou de toute autre manière.

L'origine des Nématocystes des Eolidiens.

Historique.

En 1858, T. Strethill Wright soutint la thèse que les nématocystes des Eolidiens n'ont d'autre origine que les Coelentérés dont ces animaux se nourissent. Il cite plusieurs cas à l'appui de son dire, cas dans lesquels il y a coïncidence parfaite entre les nématocystes de l'Eolidien et ceux de l'Hydraire ou de l'Actinie dont le Mollusque se nourrit.

En 1896, Hecht signale le cas de *Calma glaucoides* qui, ne se nourrissant pas de Coelentérés, ne présente pas de Nématocystes dans ses papilles, quoique les espèces voisines, se nourrissant d'Actinies et d'Hydraires, possèdent toujours des nématocystes dans leurs cérates. Ce fait, très suggestif, ne conduisit cependant pas Hecht à admettre une origine exogène des nématocystes des

Eolidiens. Toute une série de zoologistes, d'ailleurs, qui ont étudié les Nudibranches à cette époque, ont admis implicitement l'origine endogène des nématocystes des Eolidiens.

Grosvenor cependant, en 1903, dans un excellent mémoire sur la question, remarque tout d'abord que les nématocystes coelentériens se retrouvent identiques chez les Eolidiens. Tous les nématocystes observés chez ces derniers peuvent être identifiés aux capsules urticantes de l'une ou l'autre espèce de Coelentérés. Les Eolidiens qui possèdent un sac cnidophore appartiennent presque tous à la famille des *Aeolidiadae propriae* de Bergh. D'autre part, les observations de Grosvenor montrent que les individus d'une même espèce d'Eolidien peuvent posséder des nématocystes différents que l'on peut toujours rapporter à l'une ou l'autre espèce d'Actinies ou d'Hydraires. Parfois un même individu est porteur de plusieurs catégories de nématocystes provenant sans aucun doute de Coelentérés divers. C'est le cas le plus fréquent lorsque l'espèce d'Eolidien n'est pas strictement monophage. Les observations de cet auteur portent sur *Rizzolia peregrina*, *Spurilla neapolitana*, *Facelina punctata*, *Flabellina affinis*, *Coryphella lansburgi.* Les espèces plus strictement monophages appartiennent principalement au groupe des *Aeolidiadae propriae* de Bergh, comme *Aeolis papillosa*, *Aeolidiella alderi*, vivant toutes deux sur des Actiniaires ou des Sagartiadées, et possèdent des nématocystes identiques à ceux de leur proie habituelle.

Toute une série d'espèces, draguées sur des Hydraires, montrent des nématocystes semblables à ceux du Coelentéré dont ils se nourrissent. Mais, un fait bien significatif, relevé par Gosvenor, est l'absence totale de nématocystes chez les Nudibranches dont la nourriture ne consiste pas en Coelentérés. Garstang (1890) et Giard (1888) avaient déjà montré que les espèces de la sous-famille des *Janidae* vivant sur des Bryozoaires ne possèdent ni sacs cnidophores, ni nématocystes. Giard rappelle les observations de Hecht sur *Calma glaucoides* qui, ne mangeant pas de Coelentérés, ne possède ni nématophores ni nématocystes. Par ailleurs, Grosvenor confirme les premières observations de Glaser, affirmant que, dans aucun cas, il n'a rencontré de stades de formation de nématocystes dans les sacs cnidophores d'Eolidiens et que, d'autre part, les spirocystes des Actiniaires et Sagartiadées semblent digérés par le Mollusque et ne pénétrent jamais dans le cnidosac.

La seule observation contraire est due à BEDOT (1895) et a été faite sur des *Pleurophyllidia lineata* L.

Enfin, le dernier argument que propose GROSVENOR est l'existence du canal cilié qui unit les coecums hépatiques avec le sac cnidophore. Cet auteur rappelle que TRINCHESE a observé lui-même le passage de nématocystes à travers le canalicule. Cette dernière observation a, pour l'auteur anglais, la valeur d'une preuve directe du peuplement des cellules du cnidosac par les nématocystes coelentériens. GROSVENOR reprend, d'autre part, les expériences de S. WRIGHT sur deux espèces d'Eolidiens du Golfe de Naples: *Rizzolia peregrina* et *Spurilla neapolitana*, et confirme complètement ses conclusions.

Les observations de CUÉNOT (1907), portent principalement sur deux espèces d'Eolidiens:

1° *Berghia coerulescens* Laurillard, s'attaquant à une petite Sargatiadée *Aiptasia lacertata* Dalgelli et s'en nourrissant. CUÉNOT remarque la grande ressemblance de ces deux animaux lorsqu'ils sont dans leur milieu.

2° *Spurilla neapolitana* Delle Chiaje s'attaque principalement aux Sagartiadées, mais semble plus polyphage. Outre l'*Aiptasia lacertata*, cette espèce se nourrit également d'*Aiptasia erythrochila* P. Fischer, de *Cylista viduata* Müll., d'*Heliactis bellis* Ellis, et d'un Phellidé *Phellia elongata* Delle Chiaje.

Il semble que ces deux espèces, surtout la première, sont guidées vers leur proie par un sens olfactif très sûr.

Chez ces deux espèces de *Berghia* et *Spurilla*, on rencontre des nématocystes qui sont, en tous points, identiques à ceux de leurs proies. Chez les Sagartiadées, en effet, il existe, outre les spirocystes, deux catégories de nématocystes: des nématocystes barbelés et des nématocystes spiralés.

Les spirocystes ne se rencontrent, dans aucun cas, à l'intérieur des sacs cnidophores du Mollusque; il semble qu'ils soient complètement éliminés. Par contre, chez les *Berghia* qui se nourrissent exclusivement de l'*Aiptasia erythrochila*, on retrouve, dans les sacs cnidophores, les très grands nématocystes barbelés qui sont caractéristiques de cette Actinie.

Chez les *Spurilla*, qui sont des animaux polyphages, la variété des nématocystes observés dans les sacs cnidophores correspond exactement aux nématocystes des diverses espèces de Sagartiadées

dont ces Mollusques se nourrissent. Ces deux observations confirment la théorie de S. WRIGHT. Ce polymorphisme des éléments urticants de la Spurille peut même s'étendre à une seule cellule cnidophage qui contient alors des nématocystes de formes diverses, ainsi que l'avaient déjà décrit BEDOT (1896) et ABRIC (1904).

CUÉNOT pousse plus loin ses investigations: il ampute avec des ciseaux les sacs cnidophores des diverses espèces d'Eolidiens (*Berghia*, *Spurilla*, etc.) et les élève, soit à jeun, soit en leur donnant une Actinie dont les nématocystes sont examinés et bien reconnaissables. Le résultat expérimental est net. Dans le premier cas, il n'y a pas de nématocystes dans le sac cnidophore néoformé; dans le second cas, l'auteur en trouve en abondance et ils sont de plus semblables à ceux de l'Actinie choisie. Les expériences de CUÉNOT sont donc très démonstratives et, depuis ses recherches, la théorie de l'origine exogène des nématocystes d'Eolidiens semblait définitivement acquise.

Tel était l'état de cette question lorsque GLASER, en 1910, reprit l'étude du passage des nématocystes coelentériens chez les Eolidiens. GLASER se base sur les faits suivants pour prouver l'origine exogène des nématocystes chez ces Mollusques.

1° Les Eolidiens présentant des nématocystes dans leurs cnidosacs se nourrissent tous de Coelentérés.

2° Dans tous les cas bien observés, il y a identité entre les nématocystes du prédateur et ceux de la proie.

3° Les nématocystes ne sont pas digérés dans le tube digestif des Nudibranches.

4° Le changement de nourriture d'un Eolidien a pour résultat l'apparition de nématocystes d'un nouveau type dans les sacs cnidophores (GROSVENOR, CUÉNOT).

5° Le manque de nématocystes chez une espèce d'Eolidien provient du fait que cette espèce ne se nourrit pas de Coelentérés (observations de HECHT sur *Calma glaucoïdes*).

6° Le passage des nématocystes à travers le canal cilié qui unit le coecum hépatique au sac cnidophore est un fait d'observation (TRINCHESE, GROSVENOR). Ce canalicule peut aussi livrer passage à des résidus de la digestion (Diatomées, etc.).

Ces six arguments principaux conduisent GLASER à admettre la thèse de S. WRIGHT, et l'origine coelentérienne des nématocystes d'Eolidiens ne fait plus aucun doute pour ce naturaliste.

Récemment, cependant, LABBÉ (1923), dans une note préliminaire malheureusement trop brève et sans figures, croit pouvoir démontrer qu'à côté des nématocystes d'origine exogène, les Eolidiens forment eux-mêmes une partie, tout au moins, de leurs nématocystes. Ses observations portent sur *Aeolidiella croisicensis* Labbé et *A. glauca* Ald. et Hanc. Chez ces deux espèces, LABBÉ constate la présence de deux catégories principales de cnidosacs qui peuvent être considérés comme deux stades successifs de l'évolution du cérate. Les uns, que l'on ne rencontre guère qu'à l'extrémité des papilles de la région antérieure du corps, ne contiennent presque pas de nématocystes; ils présentent de grands éléments coniques, rangés radiairement autour de la lumière de l'organe. Ces cellules possèdent un chondriome abondant et seraient, d'après LABBÉ, le siège de la différenciation intraplasmatique des nématocystes. Dans les cnidosacs, à cet âge de leur évolution, on n'aperçoit que de petits nématocystes ou des figures que l'on peut interpréter comme des phases de la formation de ces organules. Par contre, les cérates parvenus à l'état adulte possèdent des cnidosacs constitués par des éléments beaucoup plus clairs et qui contiennent un beaucoup plus grand nombre de nématocystes, tous de plus grande taille. LABBÉ peut ainsi montrer deux phases successives dans l'évolution de l'appareil cnidaire des Eolidiens et ce n'est qu'à l'intérieur des papilles parvenues au terme de leur développement que l'on rencontre des nématocystes coelentériens.

Ces observations tendent donc à montrer que les nématocystes observés chez les Eolidiens auraient une double origine. La similitude de forme des éléments coelentériens et des nématocystes propres des Eolidiens serait, dans ce cas, un exemple d'homoplasie ou de convergence, disons-même d'imitation, tout à fait curieux et peu vraisemblable. Le travail de LABBÉ pose donc à nouveau le problème. Existe-t-il véritablement des éléments formateurs de nématocystes appartenant en propre aux Eolidiens ?

OBSERVATIONS PERSONNELLES SUR L'ORIGINE DES NÉMATOCYSTES DES EOLIDIENS.

Mes observations portent sur deux espèces de Nudibranches. En premier lieu sur *Embletonia pallida* qui se nourrit exclusivement de *Cordylophora lacustris*; en second lieu sur *Eolidiella alderi* qui broute les tentacules d'*Heliactis bellis*.

1° *Embletonia pallida* Alder et Hanc., vivant sur *Cordylophora lacustris* Allman.

La culture d'un Eolidien sur un Hydraire ou un Actiniaire unique serait un moyen de choix pour la résolution définitive du problème de l'origine exogène de tous les nématocystes d'Eolidiens. Pour qu'il n'y ait aucune cause d'erreur dans une semblable expérience, il faut être sûr de ne point laisser subsister, dans les sacs cnidophores ou dans le tube digestif du Mollusque, des nématocystes d'origine inconnue qui pourraient induire l'expérimentateur en erreur. La culture *ab ovo* d'un Eolidien déterminé sur un Hydraire unique est donc un moyen très sûr pour résoudre le problème. La découverte que j'ai faite d'une petite *Embletonia*, vivant sur des *Cordylophora lacustris* dans le canal de Caen à la mer, me semble réaliser complètement ces conditions expérimentales, ce qui évite à l'expérimentateur les difficultés de l'élevage *ab ovo* d'un Nudibranche. En effet, le seul Hydraire rencontré dans le canal de Caen à la mer étant la *Cordylophora lacustris*, il ne peut y avoir de doute quant à la seule origine possible des nématocystes exogènes de l'*Embletonia pallida.* D'autre part, la très faible salure de l'eau du canal empèche tout Coelentéré marin de pénétrer dans ce dernier. Les jeunes larves nageuses d'*Embletonia pallida* ne supportant pas un passage rapide dans l'eau de mer, ne peuvent pas aller se nourrir dans la mer, au port d'Ouystreham, par exemple, pour retourner ensuite dans le canal; le courant de ce dernier s'y opposerait d'ailleurs, de même que la distance de l'embouchure jusqu'à Bénouville. Les jeunes *Embletonia pallida* n'ont donc pu acquérir leurs nématocystes exogènes qu'en mangeant des *Cordylophora lacustris.*

Existe-t-il une similitude absolue entre les nématocystes de *Cordylophora lacustris* et ceux d'*Embletonia pallida* ? J'ai fait de nombreux examens de nématocystes contenus dans les sacs cnidophores d'*Embletonia pallida*, récoltées au Pont de Bénouville, et j'ai comparé les nématocystes observés avec ceux de *Cordylophora lacustris.* Dans tous les cas, et sur des milliers de nématocystes observés, j'ai trouvé une identité absolue entre ces deux catégories d'éléments. Les uns comme les autres sont piriformes et leur pôle le plus mince, portant l'orifice de la capsule interne, est légèrement déjeté sur le côté; quelques stries concentriques (probablement le filament du nématocyste) s'aperçoivent à son inté-

rieur (fig. 2, D et E). Ces nématocystes sont d'une taille très variable qui varie entre 3½ et 10 μ de long. Chez *Embletonia pallida*, les nématocystes jeunes sont moins abondants, leur taille est en moyenne plus grande et oscille entre 5 et 10 μ. Nous verrons plus tard la signification que l'on peut donner à cette différence de taille. L'essentiel est de constater une parfaite similitude entre les nématocystes coelentériens et ceux du Nudibranche. D'autre part, l'examen sur coupes des sacs cnidophores d'*Embletonia* ne m'a révélé aucune figure pouvant être interprétée comme un stade de formation d'un jeune nématocyste.

Le cas d'*Embletonia pallida* est donc simple : tous les nématocystes que cette espèce possède sont d'origine exogène et proviennent, dans le canal de Caen à la mer, des *Cordylophora lacustris* dont elle se nourrit.

2° *Aeolidiella alderi* Cocks, vivant sur *Heliactis bellis* Ell.

Tous les exemplaires d'*Aeolidiella alderi* récoltés dans les environs de Luc-sur-Mer (Calvados) se trouvaient à proximité immédiate d'une Sagartiadée que je crois pouvoir rapporter à *Heliactis bellis* Ell. Souvent même, ces Eolidiens furent capturés directement sur le Coelentéré dont ils semblent faire leur nourriture exclusive. A plusieurs reprises, en retournant une grosse pierre, j'ai rencontré, à côté de quelques jeunes individus d'*Heliactis bellis*, une colonie d'*Aeolidiella alderi*. Ces Nudibranches sont, à première vue, difficiles à distinguer des Coelentérés qui leur servent de nourriture. Il semble donc bien établi que, dans les conditions ou je l'ai capturé, *Aeolidiella alderi* se nourrissait exclusivement d'*Heliactis bellis*. L'examen des nématocystes de ces deux animaux me semble donc rentrer dans le cadre d'une étude sur l'origine des nématocystes des Eolidiens.

Mes premières observations sur ces deux animaux portent sur les nématocystes d'*Aeolidiella alderi* et d'*Heliactis bellis* sur le vivant.

Observations faites sur les nématocystes vivants d'*Héliactis bellis* Ell. et d'*Aeolidiella alderi* Cocks.

L'étude des nématocystes d'*Heliactis bellis* sur le vivant ne comporte pas de difficultés spéciales. Il suffit de dissocier, entre lame et lamelle, soit des tentacules, soit des aconties de l'*Heliactis bellis* et d'en faire un examen à un fort grossissement. Un procédé utile

pour étudier l'éclatement des nématocystes consiste à ajouter à l'eau de mer une petite goutte d'un acide (acide acétique, acide azotique, acide chlorhydrique). On voit alors le filament sortir de la capsule et cette dernière se dévaginer, et l'on peut suivre, par étapes, l'éclatement du nématocyste. Chez *Heliactis bellis*, on rencontre trois catégories de capsules urticantes.

1º Des nématocystes allongés, présentant une capsule centrale qui occupe les deux tiers de la longueur du nématocyste et qui se

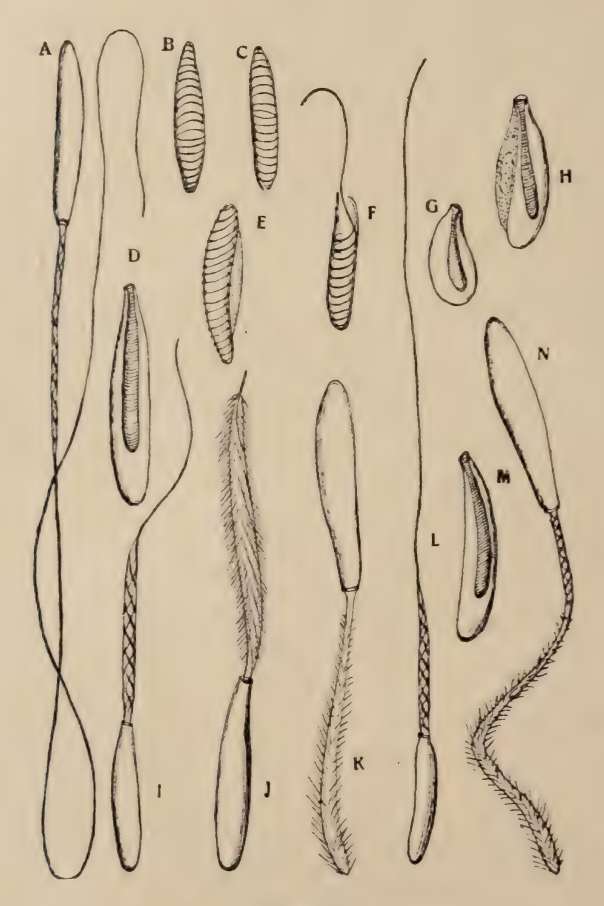


FIG. 3.

Nématocystes d'*Heliactis bellis* Ell.

A, D, I, J, K, N = nématocystes des aconties; G, H, L, M = nématocystes des tentacules; B, C, E, F = spirocystes des tentacules.

trouve parfois légèrement déjetée sur le côté (fig. 3, D). Ces nématocystes, sous l'action d'un acide, ne tardent pas à éclater: leur orifice externe s'ouvre alors, livrant passage à un long tube d'un diamètre inférieur à celui du nématocyste. Ce tube s'allonge et se prolonge par un fin filament, d'abord court, puis de plus en plus long. Ce filament peut atteindre alors jusqu'à 10 à 12 fois la longueur du nématocyste. Le cylindre basal qui lui a donné naissance présente une striation hélicoïdale très visible (fig. 3, A, I, L). Il semble bien que cette hélice interne ne soit autre chose que la base du filament terminal.

Ces nématocystes, qui mesurent de 30 à 44 μ de long se rencontrent indifféremment soit sur les aconties, soit sur les tentacules du Coelentéré.

2° Les nématocystes de la seconde catégorie ne diffèrent pas beaucoup, à première vue, de la précédente, surtout lorsqu'ils ne sont pas éclatés: même forme allongée, même capsule cylindrique axiale occupant environ les deux tiers de l'organule. Dès que ces nématocystes sont placés dans une solution acide, on aperçoit alors les caractères qui les distinguent de ceux de la première catégorie. Les cylindres qui s'en échappent sont plus gros, leur diamètre terminal est supérieur à leur diamètre basal, et leur longueur est parfois double de celle de la capsule interne. Ils sont munis d'une quantité de petites épines qui leur forment un véritable revêtement et qui sont toujours dirigées en arrière. A l'intérieur de la portion dévaginée, qui prend alors la forme d'une masse hérissée de minuscules piquants, on aperçoit parfois un mince filament hélicoïdal (fig. 3, J). Dans d'autres cas, ce filament en hélice n'est visible que dans la portion basale de la massue (fig. 3, N). Enfin, à l'apex de cette massue on voit sortir le filament terminal qui semble être le prolongement de l'hélice interne (fig. 3, J).

Ce second type de nématocystes se rencontre surtout sur les aconties; il existe également sur les tentacules de l'*Heliactis bellis*.

3° La troisième catégorie de cellules urticantes que l'on peut rencontrer chez l'*Heliactis bellis* est formée par ces éléments particuliers que l'on nomme les *spirocystes* (fig. 3, B, C, E, F). Ces spirocystes ont été très exactement décrits par Bedot (1895). Je rappelle que leur caractéristique est de présenter un filament spiral interne qui ne se dévagine pas; dont l'extrémité distale se détache au moment de l'éclatement et sort ainsi de la capsule (fig. 3, F). Ces

spirocystes sont localisés sur les tentacules de l'*Heliactis bellis*. En certains points, ils se trouvent en très grande abondance.

* * *

L'étude sur le vivant des nématocystes trouvés chez *Aeolidiella alderi* n'est pas difficile, il suffit de détacher le sac cnidophore avec des ciseaux, en coupant l'extrémité distale d'une papille. L'écrasement entre lame et lamelle suffit à en dissocier les éléments. Les cellules qui composent le sac cnidophore sont de grands éléments, souvent fusiformes, parfois cylindriques, dont le noyau, dégénéré dans certains cas, est toujours difficile à bien observer sur le vivant.

Ces éléments ou *cellules nématophages* de Cuénot (1907) contiennent habituellement plusieurs nématocystes, souvent de catégories différentes. Ces nématocystes sont régulièrement orientés, l'ouverture de la capsule étant dirigée vers la lumière du cnidosac (fig. 4, F et H). Parfois cependant, on rencontre un nématocyste tourné à l'envers comme le représente la figure 4, D.

L'examen des nématocystes eux-mêmes, étudiés dans l'eau de mer avec ou sans adjonction d'un acide, montre qu'ils sont de deux catégories principales :

1° Des nématocystes très allongés qui possèdent une capsule axiale occupant les deux tiers environ de la longueur totale de cet organule. La capsule est parfois légèrement désaxée et repoussée sur le côté du nématocyste (fig. 4, F et H). Lorsqu'on observe l'éclatement de cette capsule urticante, on voit tout d'abord se former un tube d'un diamètre inférieur au diamètre moyen du nématocyste. Ce tube s'allonge en sortant de l'extrémité distale du nématocyste. Il présente une striation en hélice et se termine par un filament d'abord court et qui ne tarde pas à s'accroître. Ce filament est le prolongement du fil spiral interne de la capsule. Bref, ce type de nématocyste peut être rapporté en tous points au premier type de nématocystes décrit chez *Heliactis bellis*. Il en possède également la taille (voir fig. 4, A, C).

2° La seconde catégorie de nématocystes, que l'on rencontre également en abondance chez *Aeolidiella alderi*, diffère très peu de la première lorsque les capsules ne sont pas éclatées. Par contre, lors de l'éclatement du nématocyste on s'aperçoit immédiatement de la grande différence existant entre cette forme et la précédente.

Lorsque la capsule est chassée au dehors, elle n'a pas la forme d'un fin cylindre contenant un filament hélicoïdal, mais bien l'apparence d'une massue hérissée d'un très grand nombre de fines épines toutes dirigées en arrière. C'est à l'extrémité de cette massue que sort le filament terminal (fig. 4, B et I). La taille, la forme, le mode d'éclatement étant identiques jusque dans leurs moindres détails aux mêmes caractères des nématocystes de la deuxième catégorie d'*Heliactis bellis*, j'en conclus à une identité absolue entre ces deux catégories de nématocystes.

3° Quant à la troisième catégorie d'éléments urticants, trouvés à l'examen des cnidosacs d'*Aeolidiella alderi*, ils sont semblables

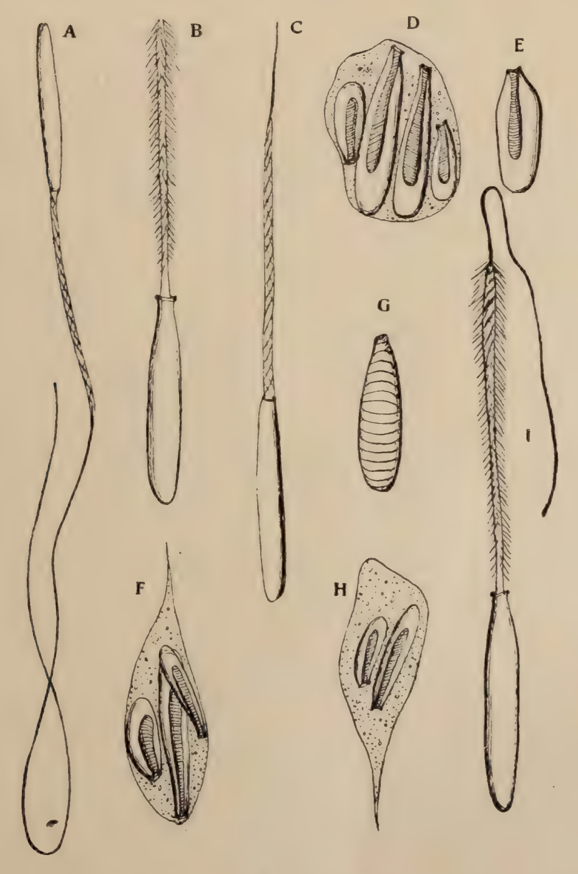


Fig. 4.
Nématocystes d'*Aeolidiella alderi* Cocks.

en tous points, pour la taille, la structure et l'aspect extérieur, aux *spirocystes* formant la troisième catégorie des nématocystes d'*Heliactis bellis.* Je dois ajouter cependant que la présence de spirocystes dans les sacs cnidophores d'*Aeolidiella alderi* est excessivement rare. Je n'ai observé de spirocystes, dans les produits de la dilacération des sacs cnidophores, qu'exceptionnellement, et ces éléments étant toujours isolés je ne puis affirmer qu'ils soient véritablement renfermés dans les cnidosacs. Il n'est pas impossible, en effet, que des éléments, contenus dans la partie distale d'un coecum hépatique ou dans le canalicule cilié qui le termine, puissent être entraînés avec le sac cnidophore, au moment de son ablation. Nous verrons plus loin que, sur coupes, je n'ai jamais rencontré de spirocystes en place dans les cellules nématophages.

* * *

On peut donc conclure de ces observations à la *parfaite identité* des nématocystes de la proie et du prédateur.

La question de l'absence des spirocystes dans les sacs cnidophores soulève un point délicat. Cette absence a été confirmée par presque tous les auteurs (Cuénot, Bedot [1], etc.). Cuénot remarque que les spirocystes que l'on rencontre dans le tube digestif des Eolidiens sont en parfait état et ne semblent nullement digérés. Mes observations confirment tout à fait l'affirmation de cet auteur. Il est alors curieux de ne jamais les rencontrer dans les sacs cnidophores. On ne sait comment expliquer ce fait. Une sélection mécanique opérée par le canalicule cilié est peu vraisemblable, puisque les spirocystes d'*Heliactis bellis* n'ont pas un diamètre supérieur à celui des plus gros nématocystes. Ce point de la physiologie des Eolidiens reste encore à éclaircir.

Observations sur coupes.

L'étude sur coupes des nématocystes d'*Embletonia pallida* n'apprend rien de nouveau. Le groupement des nématocystes à l'intérieur des éléments nématophages est analogue à ce qui a été décrit par Grosvenor, Cuénot et Glaser.

[1] Bedot (1896) a rencontré des spirocystes chez *Pleurophyllidia lineata*, mais jamais chez les Eolidiens.

Par contre, l'étude d'*Aeolidiella alderi* m'a montré l'existence d'états de développement divers des sacs cnidophores appartenant aux différents tentacules. Ces aspects histologiques différents peuvent être sériés et représentent, sans aucun doute possible, les diverses étapes de la croissance de ces organes. Cette observation, qui corrobore celle qu'a faite LABBÉ sur deux espèces voisines *A. croisicensis* Labbé et *A. glauca* Ald. et Hanc., m'a paru mériter d'être étudiée plus en détail.

GENÈSE ET DÉVELOPPEMENT DES SACS CNIDOPHORES.

Historique.

Nous sommes redevables à DAVENPORT, HECHT et KREMBZOW des premières descriptions du sac cnidophore des Eolidiens. C'est à ces auteurs que nous devons également la description de leur genèse à partir de la portion distale des diverticules de l'hépato-pancréas. L'existence d'une zone de croissance qui s'étend du canalicule cilié jusqu'au premier quart des sacs cnidophores a été notée par ces auteurs. Mais l'idée qui domine ces trois travaux, ainsi que les descriptions de BERGH et d'ALDER et HANCOCK, est qu'il existerait des nématoblastes, appartenant en propre au Mollusque et qui seraient le siège de la différenciation « *in situ* » des nématocystes.

GROSVENOR montre le premier que ces prétendus nématoblastes sont en réalité des éléments particuliers qui captent des nématocystes exogènes, entraînés dans les sacs cnidophores par les mouvements ciliaires des canalicules qui réunissent les coecums hépatiques aux ampoules terminales des cérates. Il montre comment le fait de la coexistence à l'intérieur d'une même cellule de nématocystes divers est un argument décisif en faveur de la thèse de S. WRIGHT. CUÉNOT tenant à vérifier les observations et les expériences de GROSVENOR est naturellement conduit à étudier la structure des sacs cnidophores. Il en donne une bonne figure, mais ne pousse pas l'examen de ce point particulier plus loin que son prédécesseur. GLASER, par contre, appliquant plus largement la méthode des coupes à l'étude du sac cnidophore, montre très nettement, par une série de figures, les étapes de la différenciation cytologique des cellules nématophages depuis la portion proximale du

sac jusqu'à son extrémité distale. Il indique le passage graduel des éléments épithéliaux cubiques à des cellules beaucoup plus grandes de forme cylindrique, de structure alvéolaire et contenant, outre un noyau hypertrophié ou plus ou moins dégénéré, des groupes de nématocystes tournés vers la lumière du sac cnidophore. Ce sont ces grands éléments qui, lorsqu'ils se rapprochent de l'extrémité distale du sac, se détachent de l'enveloppe conjonctive pour être finalement expulsés par le pore terminal.

Glaser, pas plus que les auteurs précédents, ne peut suivre, à l'intérieur des cellules nématophages, les phases de la formation des nématocystes. Cet auteur est d'ailleurs acquis à la théorie de l'origine coelentérienne des nématocystes.

Le travail qui apporte le plus d'éléments nouveaux pour l'étude de l'évolution des sacs cnidophores est assurément la note récente de Labbé, malheureusement trop brève et qui n'est accompagnée d'aucune figure. Labbé décrit deux stades principaux dans la genèse du sac cnidophore. Des observations portent sur deux espèces du genre *Aeolidiella*, *A. glauca* Ald. et Hanc. et *A. croisicensis* Labbé. Le premier stade qu'a décrit Labbé se rencontre sur les papilles de la région antérieure, papilles très courtes et qui se trouvent en arrière des rhinophores. Les sacs cnidophores sont, à ce stade, formés de cellules étroites, fortement comprimées les unes contre les autres, et qui vont en s'effilant vers le lumen du cnidosac. La base du sac est occupée par des éléments plus petits ou cellules de remplacement. Les noyaux sont toujours disposés à la périphérie, donc à la base des éléments épithéliaux. Labbé décrit, à l'intérieur de ces cellules, des vacuoles allongées présentant deux éléments acidophiles et une masse centrale formée de granules basophiles vraisemblablement mitochondriaux. La soudure de ces éléments basophiles en un filament semble correspondre à la genèse du filament d'un futur nématocyste. Les observations de Labbé montrent donc l'existence d'une nématogenèse au cours de la première phase de la formation des cnidosacs.

La seconde phase, observable sur des papilles bien développées de la région moyenne du dos de l'animal, correspond tout à fait aux descriptions des auteurs précédents, principalement de Glaser. Les nématocystes des Eolidiens auraient alors, pour Labbé, une origine double, soit exogène, soit endogène. La note de Labbé remet en question l'origine des nématocystes des Eolidiens; et si

ses observations étaient confirmées, une étude cytologique plus fouillée s'imposerait.

A priori, comme je l'ai dit plus haut, cette double origine serait si curieuse, si extraordinaire même, que seules les notions de convergence ou d'homoplasie pourraient en rendre compte. Cette explication serait d'ailleurs purement verbale et n'expliquerait en rien le mécanisme intime du fait d'imitation.

Observations personnelles.

Les coupes d'*Aeolidiella alderi* montrent, d'une façon très nette, l'existence de deux catégories de sacs cnidophores, ou plus exactement de deux phases distinctes dans la genèse de ces organes. Les coupes sagittales, pratiquées sur des individus adultes d'*Aeolidiella alderi*, permettent, en effet, de distinguer, principalement dans les régions antérieure et latérales, de petites papilles qui n'ont point encore atteint leur taille définitive. Ces papilles sont caractérisées par la structure histologique de leurs sacs cnidophores, structure très différente de celle des cérates plus évolués. Labbé est le premier à signaler cette différence et ses observations portent successivement sur deux espèces d'*Aeolidiella* assez voisines d'*A. alderi*. Mes observations montrent que cette première phase dans l'évolution des cérates ne se rencontre que dans de jeunes papilles nouvellement formées sur les côtés de l'animal, et principalement dans la zone antérieure.

Les constatations que j'ai pu faire sur la disposition des papilles d'*Embletonia pallida* d'âges très divers, m'ont confirmé dans l'idée que les cérates se forment toujours à la périphérie du corps. D'autre part, le fait que seuls les jeunes cérates antérieurs présentent régulièrement une structure embryonnaire typique, semble montrer que c'est la partie antérieure de l'animal qui, subissant une plus forte croissance, est le siège principal de la genèse des nouvelles papilles qui augmentent de nombre avec l'âge de l'animal.

Mes déductions sont d'ailleurs confirmées par les observations de Glaser sur le développement des cérates. Ce naturaliste montre, en effet, que la croissance des papilles se fait de la marge latérale vers la ligne médiane du corps. C'est donc dans la zone médiane du corps que l'on rencontre les papilles complètement évoluées.

Les sacs cnidophores embryonnaires.

Les cnidosacs de jeunes cérates nouvellement formés, et que l'on rencontre principalement dans les zones marginales et antérieures de l'animal, présentent une structure embryonnaire qui les distingue très nettement des cnidosacs évolués.

Les éléments cellulaires dont ils sont constitués prennent fortement les colorants plasmatiques (picro-indigo-carmin, par exemple), ce qui donne une apparence foncée à l'organe tout entier et le distingue à première vue des cnidosacs plus âgés. Ces éléments, de forme conique, ont une membrane cellulaire bien nette. Ils

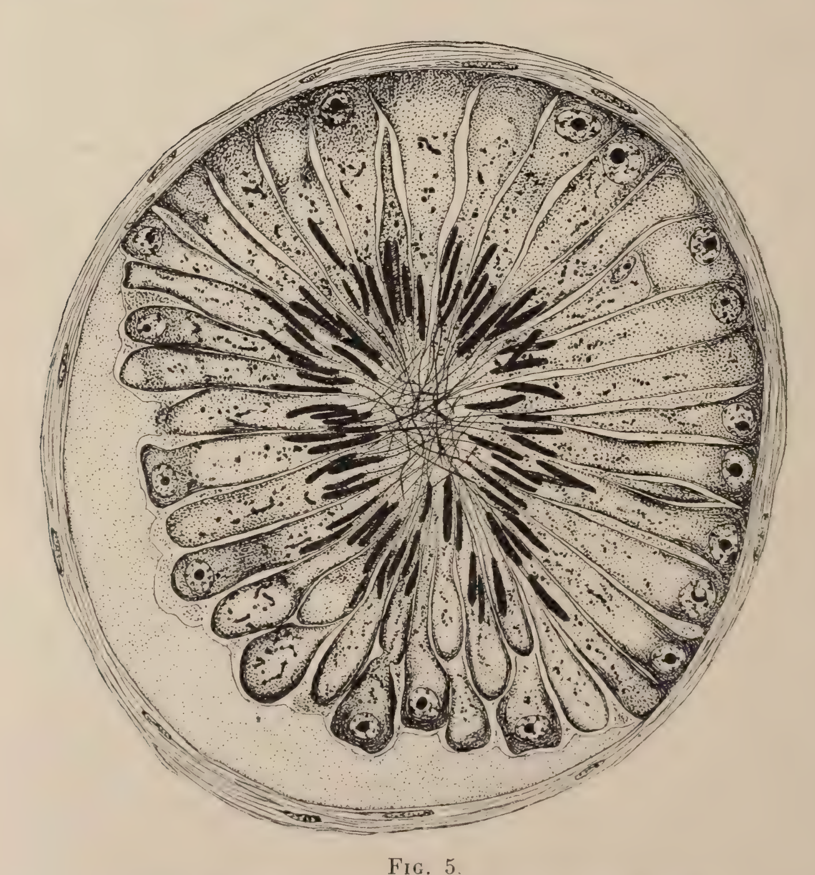


Fig. 5.

Coupe transversale à travers un jeune sac cnidophore d'*Acolidiella alderi* Cocks.

possèdent à leur base un noyau vésiculeux très visible, contenant habituellement un gros nucléole. Ce noyau est entouré d'un cytoplasme très dense et fortement coloré. La zone moyenne de la cellule est plus pâle et contient des granules colorés en noir par l'hématoxyline au fer (fixation: Flemming, Regaud IV). Ces granules basophiles, souvent agrégés en files, sont probablement des mitochondries. Je ne puis cependant pas affirmer leur nature ergastoplasmique.

Quant à la portion interne de la cellule, elle est ordinairement mal délimitée et tend à se fusionner avec les cellules voisines. La lumière (ou canalicule axial) du cnidosac est peu visible et surtout mal définie. Les éléments cnidophages se terminent, en effet, du côté du canal central par une extrémité mal délimitée et qui semble démunie de membrane propre.

Le canalicule qui unit le sac cnidophore à la cavité du diverticule hépatique de la papille est fort étroit; dans aucun cas je n'ai pu y observer de lumière bien visible. La ciliation me semble douteuse à ce stade précoce.

Mais le point le plus intéressant de l'étude de ces jeunes cnidosacs est certainement la présence de nématocystes. Ceux-ci ne se distinguent en rien des nématocystes de l'*Heliactis bellis* décrits précédemment, mais ils sont tous de petite taille (16 à 22 μ) (fig. 5). Ces jeunes nématocystes sont incomplètement dévaginés sous l'influence du fixateur et son toujours dirigés vers l'intérieur de l'organe. Parmi les jeunes cnidosacs observés, les plus petits sont presque dépourvus de nématocystes. Ils en possèdent cependant quelques-uns, mais toujours de petite taille. Les cérates déjà plus évolués en présentent davantage, jusqu'à cinq ou six par nématophage (voir fig. 5). Ils sont toujours disposés dans la partie interne de la cellule.

Quant aux aspects décrits par Labbé, et qui correspondraient à la formation de jeunes nématocystes, c'est en vain que je les ai cherchés. Cependant, sur les nombreuses coupes examinées, fixées par des liquides aussi fidèles que le Flemming ou le Regaud IV, il serait curieux que ces figures m'aient échappé. Je n'ai donc aucune raison de croire que les nématocystes ont été formés sur place. Bien au contraire, leur structure et leur forme prouvent qu'ils sont également d'origine coelentérienne. Le fait que les cnidosacs, durant la première phase de leur développement, ne contien-

nent que des nématocystes de petite taille, s'explique fort bien par le faible diamètre du canalicule qui les met en rapport avec les diverticules hépatiques. Seuls les jeunes nématocystes, toujours en abondance dans les tissus des coelentérés, peuvent passer dans le sac cnidophore. Il y aurait donc une séléction par filtration.

Les sacs cnidophores adultes.

Plusieurs auteurs, en particulier Grosvenor, Cuénot et surtout Glaser, ont donné de bonnes descriptions des sacs cnidophores à l'état adulte. Ces auteurs ont montré comment le rem-

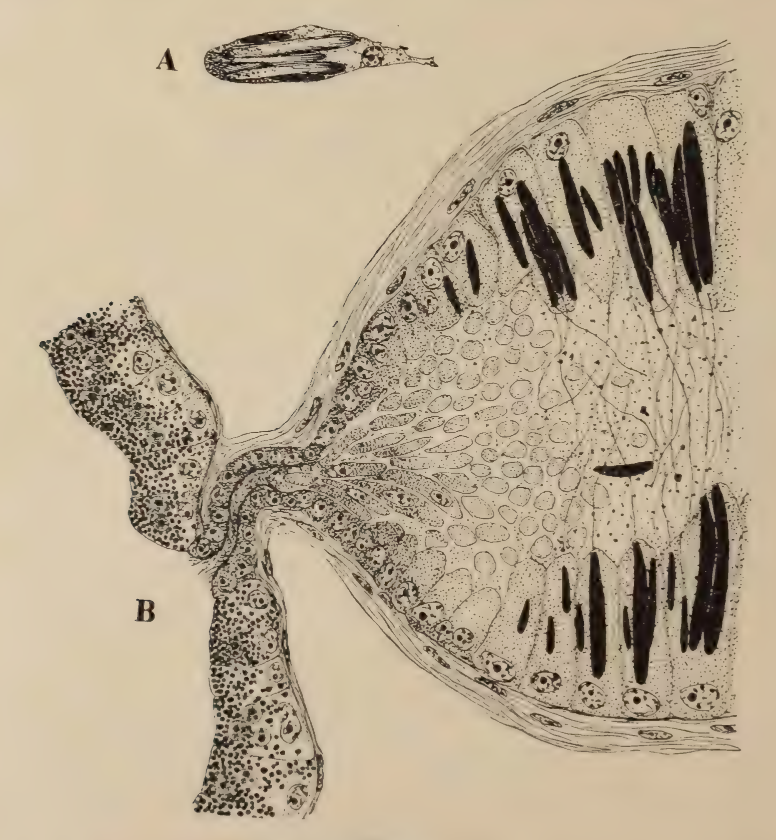


Fig. 6.

A = cellule nématophage d'*Aeolidiella alderi* Cocks montrant son chondriome (?); B = coupe longitudinale d'une papille d'*Aeolidiella alderi* Cocks, montrant: le canalicule cilié, les cellules hépato-pancréatiques, la zone de prolifération de Glaser, et les cellules nématophages de Cuénot.

placement des cellules nématophages était dû à une croissance continue des cellules épithéliales faisant suite au canal cilié et constituant ainsi le col de la cavité du sac. Ces naturalistes ont également montré comment la cellule nématophage, parvenue à l'extrémité du cnidosac, se détachait de la couche conjonctive sur laquelle elle était insérée, puis était émise au dehors par l'orifice externe de la papille. Les nématocystes sont toujours dirigés à l'extérieur pendant leur expulsion. Les deux figures 6 et 7 montrent très nettement, l'une (fig. 6) l'aspect de la zone de croissance proximale encore dépourvue de nématocystes, l'autre (fig. 7), l'ex-



Fig. 7.

Coupe longitudinale de l'extrémité distale d'une papille dorsale d'*Aeolidiella alderi* Cocks, montant : la gaine conjonctive du cnidosac, la migration des cellules nématophages et leur expulsion par le pore terminal muni de son vestibule.

pulsion des nématophages avec leur contenu. Quant au pore terminal de la papille, il est élargi en une ampoule creusée dans l'épaisseur de l'épiderme et que j'appellerai le vestibule (fig. 7).

* * *

Si l'on examine les cellules nématophages appartenant à ces cnidosacs adultes, on les distingue de suite des mêmes éléments à l'état embryonnaire. Leur cytoplasme est très pâle, peu colorable, seules quelques fines granulations basophiles sont visibles dans l'extrémité interne de ces éléments, préalablement fixés au Regaud IV et colorés à l'hématoxyline au fer. Les noyaux eux-mêmes semblent parfois dégénérés. Mais ce qui distingue le mieux ces nématophages des éléments correspondants, au stade embryonnaire, c'est la taille des nématocystes qu'ils contiennent. Ces nématocystes, en effet, sont, en moyenne, deux fois plus longs et plus larges que ceux que l'on rencontre à l'intérieur des jeunes cérates latéraux. Ce n'est que dans la zone proximale des sacs cnidophores, au niveau de contact des nématophages proprement dits avec la zone de prolifération signalée par Glaser, que l'on observe des nématocystes d'une taille plus réduite, souvent même de très petits éléments. En moyenne, on peut affirmer que la taille des nématocystes s'accroît à mesure que l'on s'approche de l'extrémité distale du sac cnidophore.

* * *

Quelle interprétation donner à cette variation si remarquable de la taille des nématocystes : 1° entre des cnidosacs d'âges divers ; 2° entre les diverses zones d'un même cnidosac.

La première explication qui vient à l'esprit est celle d'une sélection entre les nématocystes coelentériens, sélection due à un triage mécanique opéré par les canalicules ciliés de diamètres croissants. Cette hypothèse rend compte du fait que les nématocystes des papilles plus âgées sont plus grands que ceux des jeunes cérates. Mais, par contre, elle n'explique pas pourquoi à l'intérieur d'un même sac cnidophore, parvenu à l'âge adulte, les éléments situés le plus près de la zone de croissance sont très généralement plus petits que les nématocystes contenus dans les nématophages

voisins du pore terminal. Il faut faire appel, pour expliquer ce fait, à une hypothèse auxiliaire. Si l'on admet que les nématocystes, mis à nu dans le tube digestif de l'Eolidien, une fois captés par la cellule nématophage, sont encore susceptibles de s'accroître, tout s'explique aisément. C'est à cette double hypothèse que je me suis arrêté pour rendre compte des faits observés.

Les jeunes cnidosacs possèdant un canalicule de faible diamètre ne peuvent laisser passer que les jeunes nématocystes coelentériens. Les papilles passant progressivement à l'état adulte, les nématocystes, de petite taille tout d'abord, finissent par acquérir leurs dimensions maximum. A ce moment, le pore terminal devient fonctionnel et les cnidosacs expulsent de temps à autre les cellules nématophages situées distalement. Le remplacement de ces éléments se fait par la prolifération de la zone de croissance décrite par Glaser, et les nématocystes eux-mêmes sont remplacés par de nouveaux éléments coelentériens amenés par l'intermédiaire du canalicule cilié alors suffisamment large pour les laisser tous passer. Ce glissement des nématophages explique la diversité de taille des nématocystes à l'intérieur du même cnidosac. D'autre part, les nématocystes étant vraisemblablement captés à leur arrivée par les premières cellules nématophages qu'ils rencontrent, et ces dernières émigrant lentement vers le pôle distal au fur et à mesure de leur remplacement par de plus jeunes éléments, on s'explique clairement la légère différence de taille que l'on observe entre les nématocystes de la base et ceux de l'extrémité distale du cnidosac.

Il n'est donc nullement nécessaire d'admettre l'idée d'une origine double, exogène et endogène, des nématocystes des Eolidiens pour rendre compte des faits. Je n'ai pas observé de figures montrant la formation « *in situ* » de nématocystes dans les cellules nématophages. Labbé ayant décrit cette genèse chez des espèces voisines, je ne puis la nier, mais je ne puis pas confirmer sa théorie, en ce qui concerne *Aeolidiella alderi* tout au moins.

Il semble d'ailleurs bien extraordinaire que l'Eolidien puisse copier les nématocystes exogènes au point de tromper le naturaliste. Pour conclure, tout me porte à reconnaître la justesse absolue de la thèse de S. Wright, si l'on admet que les nématocystes coelentériens sont encore capables de s'accroître à l'intérieur des cellules nématophages des Eolidiens. Ce fait même me semble fort intéressant, et conduit à penser qu'il existe une certaine conformité physiologique

entre le milieu cellulaire des Coelentérés et celui des Eolidiens. Nous verrons par la suite que cette hypothèse trouve sa confirmation dans l'existence de symbiotes endocellulaires communs, vraisemblablement inoculés par la proie au prédateur.

Les Zooxanthelles d'Heliactis bellis Ell. et d'Aeolidiella alderi Ald. et Hanc.

L'examen des tentacules de l'*Heliactis bellis* Ell. m'a montré que, dans le mésoderme, on rencontre toujours des éléments cellulaires particuliers, arrondis et présentant de grosses granulations pigmentaires d'un jaune brunâtre, tirant parfois sur le vert olive. Les frottis de cérates d'*Aeolidiella alderi* Ald. et Hanc. révèlent l'existence des mêmes éléments munis de formations pigmentaires tout à fait identiques. A première vue, j'ai rapporté ces cellules à des Xanthelles symbiotiques.

L'examen de la bibliographie m'a montré que je ne m'étais pas mépris sur la nature de ces formations. Restait à établir leurs rapports avec les hôtes et leur constitution cytologique. Cette étude ne pouvait être faite qu'à l'aide de coupes fines.

Historique.

Plusieurs zoologistes qui se sont occupés de Coelentérés ont constatés la présence à l'intérieur des tissus de ces animaux d'éléments particuliers contenant de nombreuses granulations d'un jaune brunâtre tirant sur le vert.

Krohn (1848), Vogt (1854), Haeckel (1862), décrivirent de semblables formations chez *Velella spirans*. De même Bedot (1884) retrouva ces éléments dans les cellules hépatiques de la Velelle. Agassiz (1883) rencontra des corps figurés analogues qu'il appella « yellow cells » chez *Velella mutica*. Des observations semblables relatives à la *Porpita* ont été faites par Lacaze-Duthiers (1861), Haeckel (1862), Stuart (1870) et Agassiz (1883). Brandt (1883) et Geddes (1882), montrèrent que ces « yellow cells » n'étaient autre chose que des Algues symbiotiques. Enfin Kuskop (1921) donna une description plus exacte de ces parasites et put montrer par la réaction de l'iode la présence de grains d'amidon. Deux ans plus tard, Hovasse décrivit sous le nom de *Zooxanthella chattoni*

(= *Endodinum chattoni*) les symbiotes de la Velelle et s'attacha à l'étude cytologique de ces organismes.

Brandt (1883) décrit des Algues brunes ou Xanthelles à l'intérieur des tissus d'une série d'espèces d'Anthozoaires: *Anthea cereus* var. *plumosa*, *A. smaragdina*, *Aiptasia diaphana* Rapp, *A. turgida*, *Heliactis bellis* Ell., *Gorgonia verrucosa*, *Cladocora caespitosa.*

Toutes ces petites Algues monocellulaires ont un caractère commun. Elles présentent toutes une forme sphérique ou ovoïde, un corpuscule homogène habituellement excentrique, et des granulations d'amidon qui, chose curieuse, ne présentent pas de biréfringence.

Description de la Zooxanthelle vivant dans les tissus de l'Heliactis bellis.

L'examen soit de coupes, soit de simples frottis obtenus par l'écrasement des tissus de l'*Heliactis bellis*, montre dans le tissus conjonctif la présence de cellules, souvent très abondantes, contenant un pigment jaune-brunâtre. J'ai identifié ces formations à celles décrites par Brandt (1883).

Après un examen sur le vivant, j'ai passé à l'étude de coupes de l'Actiniaire préalablement fixé au Bouin-Hollande, au liquide de Flemming ou au Regaud IV. Mes coupes m'ont permis de pousser plus loin l'étude de ces éléments.

Ces cellules jaunes sont habituellement sphériques, et ont un diamètre variant entre 7 et $10\mu\,{}^{1}/_{2}$. La description donnée par Hovasse de *Zooxanthella chattoni* peut s'appliquer dans ses grandes lignes au parasite que j'ai observé. C'est donc certainement une forme très voisine de celles qu'avait signalées Brandt, en 1883, chez *Heliactis bellis* et d'autres Actiniaires.

Le parasite se trouve principalement localisé dans le conjonctif qui se trouve au-dessous du cercle perioral, de même que dans les tentacules. La couleur brunâtre formant le dessin de cette espèce semble due, pour une part importante, à cette Algue. C'est probablement la raison pour laquelle la coloration de cet animal est si variable.

Le noyau de la Xanthelle occupe la zone centrale du cytoplasme; il est souvent désaxé et poussé vers la périphérie. On y distingue un grand nombre de granules chromatiques plus ou moins arrondis,

pressés les uns contre les autres. Là encore, mes observations vérifient la description d'Hovasse. Le cytoplasme présente des granulations d'un jaune brunâtre, tirant souvent sur le vert-olive, et qui remplissent entièrement la masse de la cellule. Par endroits, ces granules colorés forment des amas de plus grande taille, d'aspect sphérique, et prennent l'allure d'un véritable chloroplaste.

Il existe habituellement, à l'intérieur de ces petites Algues, une vacuole dont la taille varie d'un individu à l'autre; cette vacuole contient un corps sphérique souvent fortement sidérophile. Dans

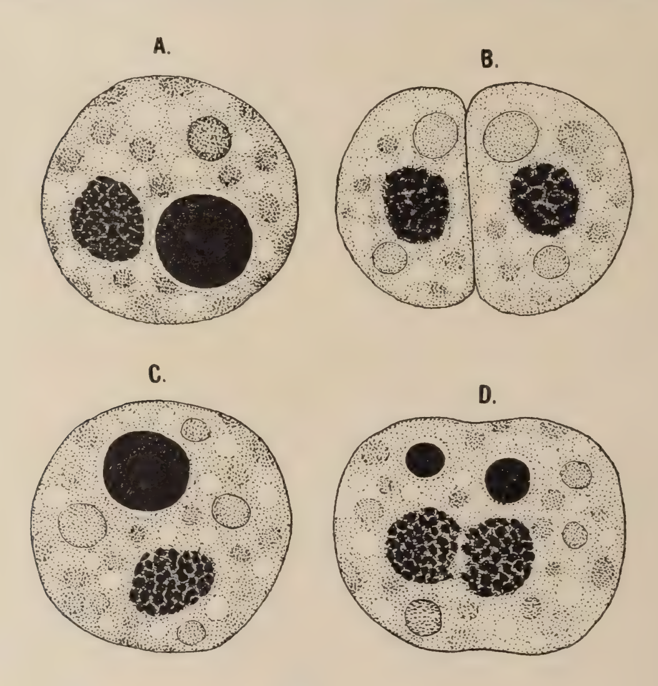


Fig. 8.

A et B = Zooxanthelles d'*Heliactis bellis* Ell.; C et D = Zooxanthelles des cellules hépatiques d'*Aeolidiella alderi* Cocks.

d'autres cas, ce corps sphérique prend une teinte grisâtre lorsque les coupes sont colorées à l'hématoxyline de Heidenhain. Il semble que ce corps soit l'équivalent d'un pyrénoïde. Cependant, cette homologie est encore bien hypothétique (fig. 8, A et B).

L'étude d'un grand nombre de Xanthelles m'a fourni quelques figures de division. Ces figures correspondent à la description qu'en

a donné Hovasse et présentent évidemment une analogie non douteuse avec un *dinocaryon*.

Le parasite prolifère et se multiplie donc à l'intérieur des tissus de l'hôte.

Description de la Zooxanthelle vivant dans l'hépatopancréas d'Aeolidiella alderi.

J'ai signalé plus haut le fait qu'à Luc-sur-Mer du moins, *A. alderi* semble se nourrir presque exclusivement de l'*Heliactis bellis*. L'examen sur le frais des papilles de cet Eolidien me montra la présence en très grande abondance d'éléments jaunes tout à fait semblables à ceux rencontrés chez *H. bellis*. Restait à savoir si ces parasites se trouvaient à l'état libre dans les coecums hépatiques, comme résidus de la digestion du Mollusque, ou bien s'ils parasitaient effectivement les cellules du pancréas de cet animal.

L'étude des coupes montre qu'il s'agit ici encore d'un véritable cas de symbiose et que les Xanthelles vivant dans les tissus du Coelentéré, vivent également dans les grandes cellules de l'hépatopancréas du Mollusque.

Ces Xanthelles pullulent souvent dans les cellules du foie d'*Aeolidiella alderi*, et envahissent toute la portion interne du cytoplasme de ces éléments (voir fig. 9). Elles donnent ainsi, aux diverticules hépatiques du Nudibranche, une coloration d'un brun parfois verdâtre qui se voit fort bien par transparence. Ceci montre que la couleur brune d'*Aeolidiella alderi*, pas plus que celle d'*Heliactis bellis* n'est propre à l'animal.

La structure des Xanthelles est, en tous points, comparable à celle que je viens de décrire chez le parasite d'*H. bellis*. La taille de ces éléments est la même. D'autre part, on rencontre, ici encore, des formes de division dont l'une est représentée sur la figure 8, C et D.

On peut donc admettre que ces parasites sont vraisemblablement inoculés au prédateur par l'absorption d'un aliment contenant des Xanthelles. On rencontre, en effet, dans le tube digestif, des amas de Zooxanthelles qui, pas plus que les nématocystes, ne semblent atteints par la digestion.

Ce fait est intéressant car il donne une explication très simple de l'homochromie que l'on constate entre la proie et le prédateur.

En effet, il est souvent difficile, lorsqu'on examine une pierre supportant à la fois *Heliactis bellis* et *Aeolidiella alderi*, de distinguer à première vue ces deux espèces l'une de l'autre. Les papilles du Mollusque ont une ressemblance frappante avec les tentacules du Coelentéré.

D'autre part, le fait qu'un même organisme, la Zooxanthelle,



Fig. 9.

Coupe à travers un cérate d'*Aeolidiella alderi* Cocks, montrant les Zooxanthelles à l'intérieur des cellules hépatiques.

puisse vivre indifféremment dans le mésenchyme d'une Actinie ou dans certaines cellules d'un Mollusque, nous conduit à penser qu'il existe une grande analogie entre les milieux intracellulaires de ces deux animaux. Ce fait expliquerait également la croissance et le développement des nématocystes coelentériens à l'intérieur des nématophages du Mollusque.

CONCLUSIONS

1° L'Eolidien rencontré dans le canal de Caen à la mer et vivant sur des *Cordylophora lacustris* Allman peut être classé dans le genre *Embletonia* (Ald. et Hanc.) et se trouve être très voisin sinon identique à *E. pallida* Cocks, espèce répandue sur les côtes de la Mer du Nord et de la Baltique.

2° Cette espèce, de même que d'autres animaux qui vivent dans le canal de Caen (*Melita pellucida* O. Sars, *Mercierella enigmatica* Fauvel, etc.) a été importée du nord de l'Europe (Angleterre, Pays scandinaves) probablement par l'intermédiaire des chalutiers.

3° *Embletonia pallida* vivant sur *Cordylophora lacustris* y dépose ses œufs. Les œufs, les larves et l'adulte de cette espèce ne tolèrent pas un passage brusque dans l'eau de mer ou dans l'eau douce.

4° Les nématocystes trouvés dans les sacs cnidophores de l'*Embletonia pallida* sont toujours identiques à ceux de *Cordylophora lacustris.*

5° Les nématocystes trouvés dans les sacs cnidophores d'*Aeolidiella alderi* Cocks sont identiques à ceux d'*Heliactis bellis* Ell. qui constitue, semble-t-il, son unique nourriture.

6° Les spirocystes d'*Heliactis bellis* ne pénètrent pas dans les sacs cnidophores d'*Aeolidiella alderi*, ils ne sont pas tous digérés par le Mollusque.

7° Les jeunes cérates (= papilles dorsales), situés dans la portion marginale et antérieure du corps d'*Aeolidiella alderi*, ne présentent que de petits nématocystes.

8° Je n'ai pu observer, dans aucun cas, des figures indiquant une nématogenèse se produisant dans les cellules mêmes de l'Eolidien (*Aeolidiella alderi*).

9° Les faits exposés dans ce mémoire sont une confirmation complète de la théorie de S. Wright. Pour expliquer les différences

de tailles entre les nématocystes de cérates d'âges divers, d'une part, et les différentes zones de cellules nématophages d'un même sac cnidophore, d'autre part, on est obligé d'admettre que la croissance des nématocystes coelentériens continue à l'intérieur des cellules du Mollusque (cellules nématophages de Cuénot).

10° Il existe dans les tissus de l'*Heliactis bellis* et dans les cellules de l'hépatopancréas de l'*Aelidiella alderi* une Zooxanthelle identique, vraisemblablement inoculée par la proie à son prédateur.

11° Le fait de la croissance des nématocystes coelentériens à l'intérieur des cellules nématophages des Eolidiens, ainsi que l'existence d'un symbionte commun à ces deux animaux (une Zooxanthelle) semble montrer une grande analogie dans la constitution des milieux physiologiques internes de ces deux animaux.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1904*a*. ABRIC. *Sur les nématoblastes et les nématocystes des Eolidiens.* C. R. Soc. Biol. Paris, tome 57, p. 7.

1904*b*. — *Les cellules agglutinantes des Eolidiens.* C. R. Acad. Sc. Paris, tome 139, p. 611.

1883. AGASSIZ, A. *Exploration of the surface fauna of the Gulf Stream under the auspices of the coast survey* III, 1. *The Porpitidae and Velellidae.* Mem. Mus. Harvard College, vol. 8.

1845–55. ALDER et HANCOCK. *A Monograph of the Nudibranchiate Mollusca.* Parts I–VII.

1896. BEDOT, M. *Note sur les cellules urticantes.* Rev. suisse Zool., tome 3, p. 533.

1862. BERGH, R. *On the existence of urticating filaments in the Mollusca.* Microscop. Journ. (N. S.) vol. 2.

1883. BRANDT, K. *Ueber die morphologische und physiologische Bedeutung des Chlorophylls bei Tieren.* Arch. Anat. Physiol., Abt. Physiol. 1883. Et: Mitt. Zool. Station Neapel, vol. 4.

1906. CUÉNOT, L. *Les Eolidiens empruntent leurs nématocystes aux Coelentérés dont ils se nourissent.* C. R. Soc. Biol. Paris, tome 61, p. 541.

1907. — *L'origine des nématocystes des Eolidiens.* Arch. Zool. exper. et génér. (4[me] série), tome 6, p. 73.

1925. — *L'Adaptation.* Paris.

1893. DAVENPORT. *Studies in Morphogenesis.* I. *On the development of the cerata in Aeolis.* Bull. Mus. compar. Zool. Harvard Collège, vol. 24, p. 141.

1900. DYBOWSKI, W. *Beschreibung einer Hinterkiemer-Schnecke aus dem Baikal-See.* Nachrichtbl. deutsch. malakozool. Ges., Jahrg. 32, p. 143.

1890. GARSTANG. *A complete list of the Opisthobranchiate Mollusca found at Plymouth.* Journ. mar. biol. Assoc., vol. 1, p. 139.

1882. GEDDES, P. *On the nature and function of the « Yellow Cells » of Radiolarians and Coelenterates.* Proc. R. Soc. Edinburgh, vol. 11.

1888. GIARD, A. *Le laboratoire de Wimereux en* 1888. *Recherches faunistiques.* Bull. scient. France et Belgique. tome 19 p. 492.

1903. Glaser, O.-C. *Nematocysts of Nudibranch Mollusca.* J. Hopkins Univ. Circ., tome 22, p. 22.

1910. — *The nematocysts of Eolids.* Journ. exper. Zool., vol. 9, p. 117.

1903. Grosvenor, G.-H. *On the nematocysts of Aeolids.* Proc. R. Soc. London, vol. 72, p. 462.

1862. Haeckel, E. *Die Radiolarien.* Berlin.

1895. Hecht, H. *Contribution à l'étude des Nudibranches.* Mém. Soc. zool. France, tome 8, p. 539.

1923. Hovasse, R. *Endodinium chattoni parasite des Velelles, ...* Bull. biol. France et Belgique, tome 57, p. 107.

1924. — *Zooxanthella chattoni.* Bull. biol. France et Belgique, tome 58, p. 38.

1902. Krembzow, E. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Rückenanhänge bei Aeolidiern.* Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 59, p. 181.

1921. Kuskop, M. *Ueber die Symbiose von Siphonophoren und Zooxanthellen.* Zool. Anz., vol. 52, p. 257.

1923. Labbé, A. *La genèse des nématocystes des Nudibranches.* C. R. Acad. Sc. Paris, tome 176, p. 1508.

1861. Lacaze-Duthiers, H. de. *Embryogénie des Rayonnés. Reproduction genéagénétique des Porpites.* C. R. Acad. Sc. Paris, vol. 53.

1924. Legueux Mlle M. *Sur deux espèces de Gammarides (Crustacés amphipodes) du canal de Caen à la mer.* Bull. Soc. linn. Norm. (7me série), vol. 7, séance du 7 avril 1924.

1897. Lendenfeld (von). *Die Nesselzellen der Cnidaria.* Biol. Centralbl., vol. 17, pp. 465 et 513.

1904. — *Die Nesseleinrichtungen der Aeoliden.* Biol. Centralbl., vol. 24, p. 413.

1886-87. Le Sénéchal, R. *Note sur quelques animaux recueillis dans le canal de Caen à la mer.* Bull. Soc. linn. Normandie (4me série), vol. 1, p. 87.

1914. Levander, K. M. *Om ferkomsten af Alderia modesta hoven i Finska viken.* Meddel. Soc. Fauna Flora fennica, Häft 40, p. 51.

1902. Luther, A. *Ueber das Vorkommen von Alderia modesta bei Helsingfors.* Meddel. Soc. Fauna Flora fennica, Häft 28B, p. 41.

1865-72. Meyer et Möbius. *Fauna der Kieler Bucht,* tome 1 et 2.

1925. Naville, A. *Sur la présence d'une Embletonia dans le Canal de Caen à la mer; origine exogène de ses nématocystes.* C. R. Acad. Sc., Paris, tome 181, p. 812.

1924. Roch, F. *Experimentelle Untersuchungen an Cordylophora caspia* (Pallas) (= *lacustris* Allman). Zeitschr. f. Morphol. und Oekol. d. Tiere, vol. 2, p. 350.

1922. Schulze, P. *Biologie der Tiere Deutschlands.* Berlin.

1878. Trinchese. *Anatomia e fisiologia della Spurilla neapolitana.* Mem. Acad. Sc. Istit. Bologna (3me série), vol. 9, p. 405.

1882. — *Aeolididae e famiglie affini del porto di Genova.* Atti Reale Accad. dei Lincei (3me série), vol. 10. p. 5.

1888. Vayssière, A. *Recherches zoologiques et anatomiques sur les Mollusques opistobranches du golfe de Marseille*, 2me partie. Ann. Mus. Hist. nat. Marseille, vol. 3, mem. nº 4.

1913. — *Mollusques de la France et des régions voisines.* Tome 1, *Amphineures, Gastéropodes, Opisthobranches, Hétéropodes, Marséniadés et Oncidiidés.* Paris.

1854. Vogt, C. *Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée.* Mém. Inst. nat. genevois, vol. 1.

1858. Wright, T.-St. *On the cnidae or thread-cells of the Eolidae.* Proc. R. Phys. Soc. Edinburgh, Sessions 1858-59; 1859-60; 1860-61.

1863. — *On the urticating filaments of the Eolidae.* Quart. Journ. Micr. Soc., vol. 3.

Vol. 33, nº 4. — Avril 1926.

Notes d'erpétologie sud-américaine.

PAR

Jean ROUX

Muséum, Bâle.

I. Sur une collection de Reptiles et d'Amphibiens de l'île de la Trinité.

Grâce aux envois erpétologiques faits à plusieurs reprises par MM. les Dr H. G. Kugler et E. Lehner, géologues bâlois établis temporairement à l'île de la Trinité, le Museum de Bâle possède une collection intéressante provenant de cette île et qui comprend 35 Reptiles dont 18 espèces d'Ophidiens, 14 espèces de Lézards, 2 Tortues, 1 Crocodilien et, en outre, 10 espèces d'Amphibiens.

Bien que ces chiffres ne représentent qu'une partie relativement faible de la faune erpétologique de l'île, la collection présente cependant un certain intérêt, étant donné qu'elle me permet de fournir, pour quelques-unes des espèces, des renseignements complémentaires; j'ai donc pensé qu'il était utile de lui consacrer les lignes qui suivent.

Mais je tiens tout d'abord à exprimer de sincères remerciements à mes obligeants collègues: Th. Barbour (Cambridge, Mass.), R. Mertens (Francfort s. /M.), H. W. Parker (Londres), Fr. Werner et O. Wettstein (Vienne), qui ont bien voulu soit me fournir divers renseignements au sujet de certaines espèces, soit me procurer des travaux erpétologiques contenus dans des périodiques peu répandus dans les bibliothèques.

Voici, tout d'abord, la liste des espèces reçues; les noms précédés d'un astérisque (*) sont ceux auxquels se rapportent les notes qui suivront.

Ophidiens: *Glauconia albifrons* Wagl., *Epicrates cenchris* (L.), *Streptophorus atratus* Hall., *Drymobius boddaerti* Sentz., *Phrynonax fasciatus* Ptrs, *Herpetodryas carinatus* (L.), *Liophis melanurus* Shaw,

Liophis reginae L., *Rhadinea cobella* (L.), *Atractus trilineatus* Wage, *Himantodes cenchoa* D. B., *Oxyrhopus neuwiedi* Blgr., *Oxybelis acuminatus* Wied, *Homalocranium melanocephalum* L., *Elaps corallinus* Wied, *Elaps marcgravi* Wied, *Lachesis mutus* L., *Lachesis atrox* L.

LACERTILIENS: **Gonatodes ocellatus* Gray, **Gonatodes vittatus* Licht., **Gonatodes humeralis* Blgr, *Thecadactylus rapicaudus* Houtt., **Sphaerodactylus molei* Bttgr, *Anolis chrysolepis* D. B., *Polychrus marmoratus* (L.), *Iguana tuberculata* Laur., *Ameiva surinamensis* (Laur.), *Cnemidophorus lemniscatus* (Daud.), **Scolecosaurus trinitatis* Barb., *Amphisbaena fuliginosa* L., *Amphisbaena alba* L., *Mabuia aurata* (Schn.).

CHÉLONIENS: *Cinosternum scorpioides* L., *Nicoria punctularia* Daud.,

CROCODILIEN: *Caïman sclerops* Schn.

AMPHIBIENS: **Rana palmipes* Spix, *Phyllobates trinitatis* Garm., *Hylodes urichi* Bttgr., *Leptodactylus typhonius* Daud., *Leptodactylus caliginosus* Gir., *Bufo marinus* L., *Hyla crepitans* Wied, *Hyla maxima* (Laur.), **Hyla venulosa* (Laur.), *Phyllomedusa burmeisteri* Blgr.

A propos de la faune erpétologique de l'île de la Trinité, disons que, récemment, R. R. MOLE[1] a publié un travail sur les Serpents dans lequel il mentionne 38 espèces.

Gonotades ocellatus Gray.

Cette espèce est représentée par 2 ♂ et 2 ♀.

Les mâles sont facilement reconnaissables, grâce à leur coloration. Celle de nos exemplaires diffère quelque peu de celle indiquée par BOULENGER[2]. Outre les marbrures foncées supracéphaliques, on remarque sur les côtés de la tête et à la gorge des taches en forme d'ocelles, dont le centre doit probablement être, sur l'animal

[1] R. R. MOLE. *The Trinidad Snakes*, in Proc. Zool. Soc. London, 1924, p. 235-278, Pl. I-X.

[2] *Catalogue of the Lizards in the British Museum*, I, p. 60, Pl. V, fig. 1. 1885.

vivant, de la même teinte que la barre verticale située de chaque côté du corps dans la région scapulaire (bleu clair d'après Boulenger, blanc sur l'animal conservé). Le pourtour de ces ocelles et de ces barres est d'un brun foncé. Sur les côtés du tronc, on remarque, chez nos exemplaires, plusieurs taches en ocelles, moins distinctes que celles de la région gulaire. Le plus grand de nos mâles mesure 45^{mm} de l'extrémité du museau à l'anus; la queue a 42^{mm}. Ces dimensions coïncident absolument à celles que donne Boulenger.

La plus grande des femelles est de même taille que le mâle mentionné ci-dessus (45^{mm} tête et tronc), mais la queue est plus longue (52^{mm}).

Comme chez d'autres espèces de *Gonatodes*, les femelles ont une coloration différente des mâles. Le fait que la coloration des individus femelles de plusieurs espèces de *Gonatodes* est à peu près la même, ou calquée sur un modèle assez semblable, rend la détermination exacte de ces individus souvent fort difficile, surtout pour les sujets jeunes. Il m'a semblé, après examen de quelques espèces, qu'on peut tirer du caractère et du nombre des lamelles subdigitales du 4me orteil, un meilleur parti qu'on ne l'a fait jusqu'ici (voir Boulenger, *loc. cit.*, p. 57). Chez cette espèce, les lamelles basales subdigitales ne sont pas aussi déprimées et aussi larges que chez *G. humeralis* par exemple; on en compte de 8 à 11 sur la phalange basale, dont les inférieures sont plus étroites que les suivantes. Du sommet de cette phalange à la base de l'ongle, on compte 15 à 17 lamelles étroites et assez serrées. On verra que ce nombre est un peu plus faible chez l'espèce suivante.

Le corps des femelles est d'une teinte brun clair sur le dos, avec quelques marbrures plus foncées assez indistinctes sur la tête et les côtés du corps. Les barres verticales claires de la région scapulaire sont bien visibles. Elles sont précédées de deux taches ovales d'un brun foncé, une de chaque côté de la ligne médio-dorsale. Deux taches sombres analogues se remarquent à la base de la queue qui est pourvue, surtout dans sa moitié postérieure, de taches en forme d'anneaux, alternativement brun foncé et blanc grisâtre, les bruns étant un peu plus larges que les autres. La face inférieure est d'un gris clair; dans la région gulaire, on remarque une réticulation indistincte d'un gris un peu plus foncé. Les membres présentent également des marbrures claires et foncées.

Gonatodes vittatus (Wiegm.) Licht.

Cette espèce est représentée également par 2 ♂ et 2 ♀.

Les mâles ont respectivement 75 et 63 mm de longueur totale. Leur coloration typique rend, comme pour l'espèce précédente, leur détermination aisée. Une strie blanche (sur l'animal conservé) part du museau et se continue sur toute la longueur du corps et de la queue. Sur la tête et le tronc, cette bande claire est bordée de noir. Comme Werner [1] l'a déjà fait remarquer, cette bordure noire diminue d'intensité dans la partie postérieure du corps et cesse tout-à-fait sur la queue. La face supérieure est d'un gris brun. Les membres sont d'un brun clair, les doigts et les orteils avec anneaux brun foncé. La face inférieure est grise, les côtés de la région ventrale gris noirâtre. La gorge est pourvue de lignes obliques noires, convergeant en arrière ou irrégulièrement anastomosées. Les écailles du museau sont un peu plus grandes que celles du corps. Celles qui recouvrent le dos sont granuleuses, celles des flancs un peu plus grandes. La face inférieure est recouverte d'écailles lisses, imbriquées, disposées en 20-22 rangées au milieu du corps. Les écailles de la face supérieure de la queue sont plus grandes que les dorsales; les sub-caudales sont grandes, irrégulières, plus larges que longues.

Les doigts et orteils sont pourvus à leur face inférieure de lamelles lisses. Au 4me orteil, sur la phalange basale, on en compte 8; elles sont modérément larges, légèrement déprimées. La phalange suivante porte, jusqu'à la base de l'ongle, 12 lamelles, plus petites que les basales.

Je rattache à cette espèce deux exemplaires ♀ qui ont respectivement une longueur totale de 65mm et de 60mm, à cause de la similitude complète, avec les mâles, de l'écaillure du corps et de la conformation et du nombre des lamelles sub-digitales. La coloration de ces spécimens est, du reste, la même que celle indiquée par Garman [1]. La teinte générale est d'un gris jaunâtre en dessus; on aperçoit sur la partie médio-dorsale une bande longitudinale d'une teinte un peu plus claire, de chaque côté de laquelle sont

[1] Verhandl. Zool.-bot. Gesell. Wien. Vol. 50, p. 264, 1900.

[1] Bull. of Essex Instit. Vol. XIX, p. 17, 1887.

disposées des taches plus foncées, plus ou moins symétriques et des macules irréguliers, plus petits. Parmi ces taches, les plus apparentes sont celles qui se trouvent sur la partie postérieure de la tête, en avant et au dessus de la naissance des membres antérieurs, puis dans la région lombaire et à la face supérieure de la queue. La face inférieure est d'un blanc jaunâtre uniforme. Parfois, sur les côtés de la région gulaire, quelques petites taches foncées isolées.

Gonatodes humeralis Boulenger.

Cette espèce est représentée par 1 ♂, 3 ♀ et 2 jeunes.

Le ♂ ne mesure que 60^{mm} de longueur totale, dont 30^{mm} pour la tête et le corps et 30^{mm} pour la queue; Boulenger[1] indique une longueur totale de 73^{mm}, dont la moitié pour la queue.

Nos exemplaires concordent bien, quant à la conformation des écailles et à la coloration, avec la description de Boulenger. Les écailles du dos sont très fines et serrées, celles du museau plus grandes. Sur l'exemplaire ♂ de notre collection, on remarque, en plus des lignes verticales claires de la région scapulaire, une tache blanche arrondie occupant le dessus du museau et, en arrière des orbites, deux étroites bandes blanchâtres en arc de cercle qui se rejoignent dans la région occipitale.

Couleur générale brune, avec fines ponctuations plus foncées. Queue avec taches claires en dessus, chaque tache étant précédée de macules noirâtres.

Les ♀ se distinguent des ♂ par la zône médiodorsale plus claire que le reste du corps et de chaque côté de laquelle des taches plus foncées se succèdent, dessinant plus ou moins distinctement une ligne sinueuse. Les raies verticales blanches de la région scapulaire sont faiblement marquées. Au devant d'elles, sur le milieu du dos, deux taches d'un brun foncé. Des taches analogues se retrouvent dans la région lombaire et sur la queue. La face ventrale est d'un gris uniforme. Les labiales, surtout les inférieures, sont fortement pigmentées de noir dans leur région antérieure.

Dans son Catalogue, Boulenger a déjà fait remarquer la différence qui existe entre cette espèce et les deux précédentes en ce qui regarde la conformation des lamelles sub-digitales. En effet,

[1] *Catalogue*, p. 62. Pl. V, fig. 3.

chez *G. humeralis* les lamelles transverses des phalanges basales sont plus aplaties et déprimées, plus larges aussi que chez *G. ocellatus* et *G. vittatus*. En outre, leur nombre est plus faible; on n'en compte que 5 ou 6 sur la phalange basale. Elles augmentent de largeur de la base au sommet de la phalange. A la phalange suivante, on compte 12 lamelles transverses jusqu'à la base de l'ongle. Ces lamelles sont lisses, moins déprimées et beaucoup plus petites que les précédentes.

Sphaerodactylus molei Bttgr.

Notre collection renferme 3 ♂ et 1 ♀ provenant de l'île de la Trinité qui concordent parfaitement avec la description qu'en a donnée Boettger [1]. Chez nos exemplaires ♂, les bandes longitudinales blanches sont visibles sur la tête, diminuent d'intensité dans la région du cou, puis se perdent plus loin en arrière. Barbour [2] a déjà signalé cette coloration chez un individu de la collection de Cambridge. Chez d'autres spécimens de sa collection, les stries dorso-latérales se continuent jusqu'à la partie postérieure du tronc.

La femelle présente une coloration uniforme d'un brun clair. Avec Barbour [3], je penche à croire que l'espèce décrite par Werner [4] sous le nom de *S. buergeri*, qui provient également de la Trinité, doit être regardée comme synonyme de celle de Boettger. Dans une lettre qu'il m'a adressée à ce sujet, R. Mertens, du Musée Senckenberg à Francfort s. /M., exprime le même avis.

J'aurais aimé pouvoir comparer mes exemplaires au type de Werner et me suis adressé pour cela aux Musées de Göttingue et de Vienne, mais ce spécimen ne se trouve pas dans les collections de ces deux instituts.

D'après Barbour [5], cette espèce se trouve aussi en Guyane.

Scolecosaurus trinitatis Barbour.

Cette espèce est représentée par 16 spécimens, jeunes et adultes. Le nombre des séries d'écailles varie chez nos individus de 26 à

[1] Journal Trinidad field Nat. Club. Vol. II, p. 80, 1894.
[2] Mem. of the Mus. Comp. Zoölogy at Harward College. Vol. XLVII, p. 238, 1921.
[3] *Loc. cit.*, p. 249.
[4] Verhandl. Zool. botan. Gesellsch. Wien. Vol. 50, p. 263. 1900.
[5] Memoirs of the Museum of Compar. Zoölogy. Vol. XLVII, p. 238, 1921.

28. D'après Barbour[1], la différence que l'on peut noter entre cette espèce et l'espèce très voisine *S. cuvieri* Dum. et Bibr. de Colombie est celle relative aux plaques préfrontales. Tandis que chez *S. cuvieri* ces plaques forment une suture médiane, elles sont, dit-il, invariablement séparées chez l'espèce de la Trinité. Parmi nos 16 spécimens, 14 ont les plaques préfrontales séparées; chez les 2 autres, elles se touchent en un point sur la ligne médiane. Couleur générale brune. La plupart des exemplaires portent, de chaque côté du corps, une ligne latérale claire bordée d'une teinte plus foncée.

Rana palmipes Spix.

Cette espèce est la seule du genre qui soit répandue dans l'Amérique du Sud. Je n'ai pas trouvé mention de sa présence dans l'île de la Trinité, dans les ouvrages que j'ai pu consulter. Elle est représentée par un seul individu ♀ dont la longueur du bout du museau à l'anus est de 72^{mm}. Le membre postérieur mesure 121^{mm}.

Cet exemplaire répond à la description donnée par Boulenger[2]. Sa tête est aussi large que longue. L'articulation tibio-tarsienne atteint le bout du museau. Les cordons glandulaires dorsaux sont bien marqués et séparés l'un de l'autre par une distance qui est, sur le dos, le quart de la longueur séparant le museau de l'anus.

La coloration est d'un brun foncé uniforme sur le dos. La face ventrale est grise, garnie de nombreuses taches plus foncées dont l'intensité augmente d'avant en arrière. Partie inférieure des membres garnie également de grosses taches noires.

Notre exemplaire provient de Guayaguayare, au S. de l'île.

Hyla venulosa (Laur.).

Nous avons reçu plusieurs spécimens de cette espèce fort commune dans le N.-E. du continent sud-américain et qu'il fallait s'attendre à trouver dans l'île de la Trinité.

[1] Memoirs of the Museum of Compar. Zoölogy. Vol. XLIV, p. 316, 1914.
[2] Ann. and Mag. of Nat. Hist. (9), III, p. 412, 415 et 416, 1919.

2. Sur une nouvelle espèce de Typhlops
T. lehneri n. sp. du Vénézuéla.

Le Musée de Bâle a reçu dernièrement de M. le Dr E. Lehner quelques espèces de Reptiles provenant du Vénézuéla.

Nous avons trouvé dans cet envoi une nouvelle espèce de *Typhlops* pour laquelle nous proposons le nom de *T. lehneri* et que nous allons décrire:

Diagnose. Tête déprimée, museau arrondi, fortement saillant. Rostrale mesurant un peu plus que le 1/3 de la largeur de la tête. Ses bords peu échancrés sur le devant du museau. Elle s'étend en arrière jusqu'au niveau des yeux. Yeux visibles, situés sous la suture entre la préoculaire et l'oculaire. Narines latérales situées entre 2 nasales. Nasales supérieures très faiblement séparées sur le dessus de la tête par la préfrontale. Nasale antéro-inférieure en contact avec la 1re et la 2me labiales. La suture entre les deux nasales prend naissance sur le bord de la 2me labiale; de la narine à la rostrale la suture est courte, mais bien distincte. Préoculaire aussi large que l'oculaire, en contact avec la 2me et 3me labiale. Oculaire en contact avec la 3me et la 4me labiales. 4 supralabiales, les 3me et 4me beaucoup plus grandes que les précédentes.

Ecailles de la tête un peu plus grandes que celles du corps. On compte 20 écailles autour du corps dans la partie médiane. Diamètre du corps contenu 37 fois dans la longueur totale. Queue un peu plus large que longue, terminée en épine.

Coloration: D'un brun clair en dessus, tête de teinte un peu plus claire, grisâtre en dessous. Ecailles dorsales plus foncées en leur milieu qu'aux bords. Les parties foncées dessinant 8–10 stries longitudinales sur le corps. Examinées à la loupe, les écailles dorsales présentent en leur milieu une mince raie transversale de couleur plus foncée que les parties voisines, disposition que nous avons trouvée aussi chez *T. tenuis* Salv.

Cette espèce est voisine de *T. lumbricalis* (L.) qui habite plusieurs îles des Antilles et qui possède aussi une nasale complètement divisée. Chez cette dernière espèce, la préoculaire n'est en contact

qu'avec la 3me labiale, tandis que chez l'espèce que nous décrivons la préoculaire touche aux 2me et 3me labiales. De *T. tenuis* Salv., de l'Amérique centrale, notre espèce diffère par les yeux plus visibles, le nombre plus grand des écailles du corps et par les proportions.

L'unique exemplaire que nous possédons provient de El Pozon, district de Falcon, Vénézuéla.

Vol. 33, nº 5. — Avril 1926.

Beitrag zur Kenntnis der Schweizerischen Spinnenfauna.

II. Teil[1].

VON

E. SCHENKEL

Mit 2 Textfiguren.

Die Sommerferien des Jahres 1925 gestatteten mir, in der Umgebung von Fiesch (Oberwallis) eine bescheidene Nachlese zu halten.

Im nachfolgenden Verzeichnis sollen erstens die Arten Platz finden, die ich in den beiden vorangegangenen Jahren nicht erbeutete; es sind ihrer 32, darunter 4 für die Schweiz neue, sowie 3 Varietäten. Arten, die in der frühern Liste schon figurierten, wurden nur erwähnt, wenn neue Fundstellen ermittelt worden waren. Anschliessend mögen noch Fanglisten von 2 Lokalitäten der Nordschweiz Erwähnung finden, weil an jeder eine bisher noch nicht aus unserm Lande gemeldete Art sich vorfand. Den Schluss soll die Beschreibung einer mir neu scheinenden, höhlenbewohnenden Varietät des bekannten *Obisium simile* L. Koch bilden.

Die 6 für die Schweiz neuen, im Verzeichnis mit 2 Sternen (**) bezeichneten Arten, sind folgende:

Drassodes dalmatensis (L. Koch). Vorkommen: Mittelmeergebiet, Atlant. Inseln.

Berlandia nubivaga (Simon). Vorkommen: Hautes-Alpes.

Cineta gradata (Simon). Vorkommen: Frankreich, Deutschland.

Centromerus electus (Simon). Vorkommen: Frankreich, Holland.

Trichoncus scrofa Simon. Vorkommen: Südfrankreich, Niederösterreich, Ungarn.

[1] I. Teil in: Rev. Suisse Zool. Vol. 32, p. 253. 1925.

Trochosa spinipalpis (F. Cambridge). Vorkommen: England, Deutschland, Niederösterreich.

Durch 1 Stern (*) wurden die für Fiesch neuen Arten hervorgehoben.

Die genaueren Fundorte sind in der Liste durch nachfolgende Chiffren angegeben:

Fundorts-Verzeichnis.

Äa: Alter Alpweg von Nieder-Ernen bis Binnachern (1061–1258 m).
Äb: Galgenhügel bei Ernen (1100 m).
Äc: Alter Talweg von Mühlebach nach Steinhaus.
Äd: Alpweg von « Zu Moos » im Rappental nach « Beim Schären » auf Erner Galen (1900–2264 m).
Äe: Eggerhorn (2500 m).
Äf: Ernerwald von der Gnadenkapelle bis zur Alp « Auf dem Fritt » (1500–1900 m).
Bw: Abstieg von Bellwald nach Fürgangen (1500–1200 m).
Bs: Umgebung des Bettmersees (2000 m).
BIa: Binnentalweg zwischen Grengiols und Hockmatt (1000–1200 m).
BIb: Landzunge zwischen Binna und Rhone, von Binneggen über Binnachern bis zur Binnamündung (1350–1000 m).
BIb': Binneggen, Weide ob dem Strässchen (1360 m).
BIc: Fussweg von Binnachern über die Binna nach Hockmatt (1200 m).
BId: Binnentaler Breithorn (Gipfel, 2587 m, und Flanken).
BIe: Tschampigen–Albrun (1880–2400 m).
BIf: Pass über Furggelti (2310 m) von Marienbiel bis Fleschen.
BIg: Geisspfadsee (2400 m).
Ea: Hotel Jungfrau-Märjelensee (2190–2390m).
Ea': Geissboden (1900 m).
Eb: Hotel Jungfrau–Eggishorn (2190–2934 m).
Ec: Ostgrat des Eggishorns bis Thälligrat (2600 m).
Ed: Nordgrat des Eggishorns bis zum Märjelensee (2934–2350 m)
Fa: Furkastrasse zwischen Naters und Grengiols (690–880 m).
Fb: Felsenheide zwischen Fiesch und Rhone (1100 m).
Fc: Abkürzungen der Furkastrasse ob Fiesch (1100 m).

Fd: Weg von der Lammenbrücke nach Fürgangen (1100 m).
Fd': Trockener Abhang über der Furkabahn oberhalb Fürgangen (P. 1214).
Fe: Giebelegg (1100–1200 m).
Fe': Waldrand am Giebelegg bei Fürgangen (1200 m).
Ff: Wasserleitung am N. W. Fuss des Giebeleggs (1100 m).
Fg: Ufergebüsch am Weisswasser unterhalb Wichel, Fieschertal.
Fh: Rechtseitige alte Moräne des Fieschergletschers bei Stock (1900 m).
Fi: Rafgarten–Ober Titer (1500–1600 m).
Fk: Eggishornweg bei Birchi (1100 m).
Fl: Waldrand ob Birchi und Wiler (1200 m).
Fm: Altbachgraben auf der Grenze der Gemeinden Fiesch und Lax (1200 m).
Lx: Alpweg ob Lax (1200–1300 m).

A. **Spinnen aus der Umgebung von Fiesch.**

Atypus affinis (Eichwald). Fe', 25. VII: 7 ♀♀ und juv.

Beim Abheben der Steine eines mit Kleinsträuchern (Heide, Preissel-, Heidelbeeren, etc.) überwachsenen Lesesteinhaufens kamen die Enden der Wohnschläuche zum Vorschein. Hinsichtlich Anlage der Wohnung stimmt die Art mit *Atypus muralis* Bertkau überein. An der freien Oberfläche offen zu Tage tretende Schlauchenden, wie *Atypus piceus* (Sulzer) sie verfertigt, konnten keine beobachtet werden.

Die Männchen scheinen auch bei dieser Art selten zu sein.

**Eresus niger* (Petagna). Fb, 18. VII: 5 ♂, 6 ♀; Fc, 14. VII: 1♂, 1 ♀ juv., 1 ♀ ad. mit Made am Hinterleib; Fd', 20. VII: 1 ♂, 4 ♀; Fe', 25. VII: 2 ♂, 3 ♀; Fl, 6. VIII: 1 ♂, 2 ♀; Fm, 15. und26. VII: 12 ♂, 26 ♀, 17 juv.; Äb, 14. VII: 5 ♂, 7 ♀, 3 juv.; BIb, 13. VII: 5 ♂, 16 ♀, 4 juv ; BIb', 22. VII: 1 ♂, 1 ♀, 2 juv.

Die Art kann als eine der häufigsten bezeichnet werden; dass ich sie früher nicht gefunden habe, verdankt sie wohl ihrem Aufenthalt. In der Regel stecken die Tiere tagsüber in ihrem Bau, einer 8–10 cm tief in die Erde führenden Röhre von ovalem Querschnitt, die sehr zart mit Gewebe austapeziert ist. Etwa 1 cm über der Mündung ist ein horizontales Schutzdach ausgespannt,

das eigentümlich schmutzigweiss, wie verwaschen und verwittert aussieht; es erweckte in mir zuerst den Eindruck eines zerstörten, alten Tuches von *Agelena labyrinthica* und ist wohl deshalb von mir früher nicht beachtet worden. An gut besonnten, trockenen, spärlich und niedrig bewachsenen Stellen können solche Bauten äusserst zahlreich sein. Auf der Felsenheide über der Rhone habe ich auf 3 Stellen von etwa je 1 m² Oberfläche 10, 12 und 15 derselben gezählt. Quantitatives Sammeln war ausgeschlossen; einzig am Altbachgraben wurde etwas mehr Zeit daran gewendet, um die relative Häufigkeit der Geschlechter zu ermitteln; die Männchen sind nämlich seltener, die Weibchen doppelt so zahlreich. So extrem wie bei den *Atypus*-Arten ist der Unterschied in der Häufigkeit also nicht. Nur selten fanden sich frei herumschweifende Exemplare (4 ♂ und 1 ♀ unter 126). 2 ♂ und 1 ♀ kamen beim Aufdecken von Steinen zum Vorschein.

**Titanoeca nivalis* Simon. BId, Gipfelplateau, 1. VIII: 5 ♀, 1 juv.

Dictyna latens (Fabricius). BIb, 13. VII: 1 ♂, 2 ♀.

Dictyna arundinacea (Linné). Äf, 17. VII: 2 ♂, 1 ♀; Fi, 15. VII: 1 ♀ (Hinterleib sehr hell, Epigyne klein).

Drassodes heeri (Pavesi). BId, 1. VIII: 2 ♀ (grosse Exemplare).

Drassodes pubescens (Thorell). Fe', 28. VII: 1 ♀.

Drassodes troglodytes (C. L. Koch). Fe', 28. VII: 1 ♀; Fi, 15. VII: 3 ♀; Fm, 15. VII und 8. VIII: 2 ♀; Fg, 23. VII: 1 ♀; BIe, 27. VII: 1 ♀.

***Drassodes dalmatensis* (L. Koch). BIb, 13. VII: 1 ♀.

Drassodes ? minor (Cambridge). Fe', 25. VII: 2 ♀.

Das früher als *Dr. microps* (Menge) bestimmte Exemplar von Binnachern hatte eine durch verhärtetes Exsudat verunstaltete Epigyne. Die vorliegenden Exemplare sind besser erhalten; sie entsprechen eher dem *Dr. minor* (C. Chyzer et V. Kulczynski, *Araneae Hungariae*, Tab. VIII, Fig. 65). Die vordern Enden des hufeisenförmigen Grubenrandes der Epigyne sind aussen nicht abgeschrägt, nicht schlank zugespitzt, sondern nach innen gerundet. Dagegen besitzt der Grund der Epigynengrube einen stumpfen Längskiel, der nach Chyzer und Kulczynski nicht vorhanden sein soll.

Prosthesima subterranea (C. L. Koch). Äd, 30. VII: 2 ♀; Fd', 20. VII: 1 ♀; Fe', 24. VII: 1 ♀; Fg, 23. VII: 2 ♀.

Prosthesima apricorum L. Koch. Fi, 15. VII: 1 ♀; BIe, 27. VII: 1 ♀.

Prosthesima petrensis (C. L. Koch). Fe, 3. VIII: 1 ♂; Fe', 25. VII: 2 ♀; BIb, 22. VII: 2 ♀.

Prosthesima praefica (L. Koch). Fe', 25. VII: 2 ♀; Äa, 24. VII: 1 ♀.

**Prosthesima longipes* (L. Koch). BIb, 5. VIII: 1 ♂.

Gnaphosa montana (L. Koch). Äf, 17. VII: 1 ♀.

**Gnaphosa muscorum* (L. Koch). BId, Gipfelplateau, 1. VIII: 8 ♀, 5 juv.

Gnaphosa badia (L. Koch). Äe, 17. VII: 1 ♂, 7 ♀; BId, 1. VIII: 1 ♀; BIe, 27. VII: 1 ♂, 3 ♀; Fh, 22. VII: 1 ♀.

**Callilepis nocturna* (Linné). Äd, 30. VII: 1 ♀; Fd, 23. VII: 1 ♀.

***Berlandia nubivaga* (Simon, 1878 sub *Pythonissa*). BIb, 13. VII: 1 ♀.

Farbe und Behaarung sind annähernd so, wie in der Originalbeschreibung angegeben. Die vordern Mittelaugen sind beträchtlich kleiner als die entsprechenden Seitenaugen (nicht « à peine »). Der Zwischenraum der erstern ist fast gleich dem Durchmesser, der Abstand vom benachbarten Seitenauge aber kaum ein Drittel. Die hintern Mittelaugen sind schmale, lang gestreckte, etwas schief quer gestellte Eiformen; die drei Intervalle der Hinteraugen entsprechen dem längern Durchmesser der Mittelaugen; diese sind um eine Spur kleiner als die Seitenaugen.

Das Brustschild ist lehmfarben und ebenso behaart. Die Färbung des Hinterleibs, sowie diejenige der Beine, entsprechen annähernd der Originalschilderung, nur dominiert bei ersterem die dunkle, schwarzbraune Farbe: Von der medianen Fleckenreihe auf der Hinterhälfte des Abdomens sind die drei vordern Winkel hell auf dunkelm Grunde, weiter hinten bildet dann allmählich das Helle die Grundfarbe, und die zwei letzten Winkelflecke sind schwarz. Auf der Vorderhälfte des Hinterleibs ist die eben geschilderte Winkelfleckenreihe ersetzt durch drei Paare weitgetrennter, heller Punkte, deren letzte, grösste, kommaförmig sind und nach hinten etwas divergieren. Bestachelung: Die Unterseiten der Tibien I und II haben zwei Stacheln am distalen Ende; die untere Aussenkante zeigt an Tibia I 1 Stachel etwas jenseits der Mitte, an Tibia II einen in der Mitte und einen im distalen Viertel. Die Metatarsen der beiden vordern Beine haben zwei Stacheln etwas vor

der Mitte und zwei am Ende der Unterseite. An den Patellen III und IV steht ein Stachel etwas jenseits der Mitte auf der hintern-obern Kante. Die dorsale Reihe der überreichlich bewehrten Tibia IV besteht aus 4 Stacheln, deren mittlere nahe beisammen, mehr neben als hintereinander liegen.

Pholcus opilionides (Schrank). BIb, 13. VII: 2 ♂.

Theridion lineatum (Clerck). Fi, 15. VII: 1 ♀.

Theridion sisyphium (Clerck). Fi, 15. VII: 2 ♀.

Theridion impressum L. Koch. Äf, 17. VII: 1 ♂, 3 ♀.

Theridion petraeum L. Koch. BIe, 27. VII: 1 ♀; BIg, 10. VIII: 1 ♀.

Theridion tinctum (Walckenaer). BIb, 13. VII: 1 ♀.

Theridion denticulatum (Walckenaer). Äb, 14. VII: 1 ♀; BIb, 13. VII: 4 ♀; BIb', 22. VII: 1 ♀.

Theridion formosum (Clerck). BIb, 13. VII: 1 ♀.

**Dipoena braccata* (C. L. Koch). BIb, 13. VII: 1 ♀.

Lithyphantes corollatus (L) var. *infuscata* Schenkel. Fi, 15. VII: 2 ♂, 23 ♀; BIb, 13. VII: 4 ♀; 22. VII: 2 ♀; 3. VIII: 2 ♀.

Die beiden Männchen stimmen im Bau der Taster überein. Die Unterschiede von einem Männchen aus der Umgebung Basels sind sehr gering. Die weit abstehende Apophyse des Bulbs ist bei den Walliser Exemplaren schlanker, fast gerade und an der basalen Partie mit einigen groben, körnchenartigen Rauhigkeiten versehen; beim Vergleichsexemplar aus dem Basler Jura ist sie S-förmig gebogen, und die Unebenheiten an der Basis sind eher als Querfältchen zu bezeichnen. Die Mandibeln haben bei beiden Formen im untern Drittel der Vorderseite einen Buckel; dieser ist bei den Walliser Exemplaren ausgedehnter, aber stumpfer, darum weniger auffällig als beim Basler Exemplar, wo seine Spitze fast körnchenartig hervortritt.

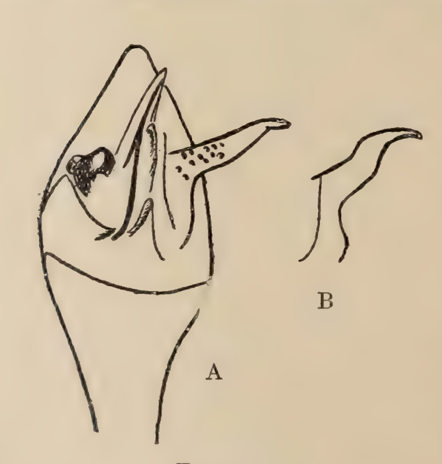


Fig. 1.

A = Tarsus des rechten Palps von *Lithyphantes corollatus*, var. *infuscata* Schkl.

B = Tarsus des rechten Palps, innere Apophyse, von *L. corollatus* (Linne), Exemplar vom Basler Jura.

Asagena phalerata (Panzer). Äa, 24. VII: 1 ♀.

***Cineta gradata* (Simon). Fe', 25. VII: 1 ♀.

Brachycentrum de lesserti Schenkel. Fi, 15. VII, aus Moos gesiebt: 1 ♂, 3 ♀.

**Brachycentrum elongatum* (Wider). Fe', 25. VII: 1 ♀.

**Tiso morosus* Simon. Ed, 21. VII: 1 ♂.

Das Exemplar ist kleiner als eines vom Albristhorn bei Adelboden; die hintern Mittelaugen stehen etwas näher beisammen als bei diesem, sonst stimmen beide überein.

Diplocephalus helleri (L. Koch). BIg, 10. VIII: 1 ♀.

**Diplocephalus cristatus* (Blackwall). Fm, 8. VIII: 1 ♀.

**Caracladus avicula* (L. Koch). Fi, 15. VII, aus Moos gesiebt: 2 ♂, 2 ♂ juv.

Styloctetor brocchus (L. Koch). BId, 1. VIII: 1 ♂.

Scotinotylus antennatus (Cambridge). BIe, 27. VII: 2 ♀.

Typhochraestus paetulus (Cambridge). BIg, 10. VIII: 1 ♂, 5 ♀.

**Trichoncus saxicola* (Cambridge). Fi, 15. VII: 1 ♂, 1 ♀; BIb, 13. VII: 1 ♀.

**Gongylidiellum paganum* Simon. Fi, 15. VII: 3 ♀.

Erigone remota L. Koch. BIg, 10. VIII: 6 ♂, 5 ♀.

Erigone cristatopalpus Simon. Bs, 7. VIII: 1 ♂.

**Maso sundevalli* (Westring). Fe', 25. VII: 1 ♀.

Centromerus affinis (Wider). BIe, 27. VII: 1 ♀.

***Centromerus electus* (Simon). BIb, 13. VII: 1 ♀.

Leptorhoptrum huthwaithi (Cambridge). BIe, 27. VII: 1 ♀.

Microneta subtilis (Cambridge). Fg, 23. VII: 1 ♀.

Micryphantes gulosus (L. Koch). Bs, 7. VIII: 1 ♀; BIb, 22. VII, unter Stein: 1 Pärchen; BIg, 10. VIII: 1 ♀.

**Micryphantes nigripes* (Simon). Fi, 15. VII: 1 ♀.

**Micryphantes rurestris* C. L. Koch. Ff, 12. VII: 1 ♂; Fk, 6. VIII: 1 ♂.

Bathyphantes concolor (Wider). Fg, 23. VII: 1 ♀.

Lephthyphantes handschini Schenkel. Ed, 21. VII: 1 ♂, 1 ♀.

Lephthyphantes flavipes (Blackwall). Fm, 8. VIII: 2 ♀.

Lephthyphantes mengei Kulczynski. Fe', 24. VII: 1 ♂; Fm, 8. VIII: 1 ♀; BIb, 13. VIII: 1 ♀.

**Lephthyphantes kochi* Kulczynski. BIb, 22. VII: 2 ♀.

**Lephthyphantes obscurus* (Blackwall). Fi, 15. VII, aus Moos gesiebt: 1 ♀.

Lephthyphantes keyserlingi (Ausserer). Fe', 25. VII: 1 ♂.

Linyphia frutetorum C. L. Koch. Fd, 23. VII: 1 ♀; BIb, 13. VII: 2 ♀.

Linyphia pusilla Sundevall. Fd', 25. VII: 1 ♀; Fi, 15. VII: 3 ♀.

**Linyphia clathrata* Sundevall. Äa, 24. VII: 1 ♂ juv.

**Tapinopa longidens* (Wider). Fm, 8. VIII: 1 ♀ juv.; BIb, 13. VII, unter Calluna: 2 ♂ juv., 4 ♀juv.

**Drapetisca socialis* (Sundevall). Fm, 8. VIII: 1 ♀ (klein, aber geschlechtsreif).

Tetragnatha extensa (Linné). Äd, 30. VII: 1 ♀; BIc, 31. VII: 1 ♀.

Tetragnatha obtusa C. L. Koch. BIb, 13. VII: 1 ♂, 1 ♀ juv.

Araneus (Epeira) diadematus Clerck. BIf, 10. VIII: 1 ♀ (dunkel, mit lebhafter Zeichnung, im Aussehen an *E. carbonaria* erinnernd).

Araneus (Epeira) cucurbitinus Clerck. BId, 1. VIII: 1 ♀.

Araneus (Epeira) cucurbitinus subsp. *opisthographa* Kulczynski. Äb, 14. VII: 2 ♀; Fi, 15. VII: 1 ♀.

Araneus (Epeira) carbonarius (L. Koch). BIf, 10 VIII: 2 ♀ (eines ohne Scapus); BIg, 10. VIII: 1 ♀.

Araneus (Zilla) montanus (C. L. Koch). Fi, 15. VII: 1 ♀.

Misumena vatia (Clerck). Äa, 5. VIII: 1 ♀.

Oxyptila trux (Blackwall). BIg, 10. VIII: 1 ♀.

Xysticus gallicus Simon. Ff, 12. VII: 1 ♂; Fg, 23. VII: 1 ♀; Fi, 15. VII: 5 ♀.

Xysticus kochi Thorell. Fm, 15. VII: 1 ♀; 8. VIII: 1 ♀; BId, 1. VIII: 1 ♀.

Xysticus pini (Hahn). Äf, 17. VII: 1 ♂; BIb, 13. VII: 1 ♂, 1 ♀.

Xysticus glacialis L. Koch. BIf, 10. VIII: 1 ♀.

Xysticus erraticus (Blackwall). Fg, 23. VII: 1 ♀.

**Xysticus luctuosus* (Blackwall). BIb, 18. VII: 2 ♀; 3. VIII: 1 ♀.

Xysticus robustus (Hahn). Fe', 25. VII: 4 ♀.

Synaema globosum (Fabricius). Äb, 14. VII: 1 ♀.

Philodromus emarginatus (Schrank). Fe, 12. VII: 1 ♀; Fe', 25. VII: 1 ♀; Fi, 15. VII: 1 ♀; BIb, 5. VIII: 1 ♀; BIc, 31. VII: 1 ♀.

Philodromus alpestris L. Koch. BId, 1. VIII: 1 ♀; Ec, 4. VIII: 2 ♀.

Philodromus collinus C. L. Koch. BIb, 13. VII: 1 ♂, 1 ♀.

**Philodromus aureolus* var. *variegata* Kulczynski. Fc, 18. VII: 1 ♀; Fm, 15. VII: 2 ♀. Der Stammform sehr ähnlich, aber mit deutlich geringelten Beinen, an den Kopfbrustseiten nur mit Spuren dreier heller Flecke.

Philodromus aureolus var. *similis* Kulczynski. Bw, 28. VII: 1 ♀; Fi, 15. VII: 5 ♀; Fm, 8. VIII: 1 ♀.

**Philodromus aureolus* var. *rufolimbatus* Kulczynski. Fi, 15. VII: 1 ♀.

**Philodromus aureolus* var. *caespiticola* (Walckenaer). Äa, 24. VII: 1 ♀; Äb, 14. VII: 3 ♀; BIb, 13. VII: 1 ♀; Fg, 23. VII: 4 ♀; Fi, 15. VII: 1 ♀.

Thanatus alpinus Kulczynski. Äe, 17. VII: viele juv.; BId, Gipfelplateau, 1. VIII: 1 juv.

Tibellus oblongus (Walckenaer). Weg nach BIg, 10. VIII: 1 ♀ juv.

Clubiona reclusa Cambridge. Äa, 24. VII: 2 ♀; Äf, 17. VII: 7 ♀; BIb, 13. VII: 1 ♀; BIc, 31. VII: 2 ♀; Bw, 28. VII: 2 ♀; Fg, 23. VII: 1 ♀.

Clubiona hilaris Simon. Äd, 30. VII: 1 ♀; BIg, 10. VIII: 1 ♀.

**Clubiona pallidula* (Clerck). Äa, 24. VII: 1 ♀ (gross und dunkel); BIb, 13. VII: 1 ♀ (dunkel); Fi, 15. VII: 1 ♀, 1 juv.

**Chiracanthium erraticum* (Walckenaer). Äb, 14. VII: 1 ♀.

Chiracanthium punctorium (Villers). Äa, 24. VII: 1 ♀; BIa, 6. VIII: 1 ♀; Fb, 18. VII: 1 ♀; Fe', 25. VII: 2 ♂, 3 ♀.

**Liocranum rupicola* (Walckenaer). BIb, 13. VII: 1 ♀ juv.

Phrurolithus festivus (C. L. Koch). BIb, 13. VII: 1 ♀; 18. VII: 1 ♀; Fe', 25. VII: 1 ♂.

Micaria chalybeia Kulczynski. BIb, 13. VII: 2 ♂; Fa, 11 VII: 1 ♀, 1 juv.; Fm, 15. VII: 1 ♂.

Micaria formicaria (Sundevall). BIb, 22. VII: 2 ♀; 5. VIII: 1 ♀; Fi, 15. VII: 1 ♀.

Micaria scenica Simon. Ed, 21. VII: 1 ♀.

Micaria breviuscula Simon. BId, 1. VIII: 1 ♀; BIg, 10. VIII: 1 ♂.

**Anyphaena accentuata* (Walck.) var. *obscura* Lebert. BIb, 18. VII: 1 ♀; Fa, 11. VII: 1 ♀; Fd, 28. VII: 1 ♀.

Amaurobius rudolfi Schenkel. BIe, 27. VII: 1 ♀, 1 juv.

Lycosa (Tarentula) inquilina (Clerck). BIb, 22. VII: 1 ♀ juv.; 13. VII: 1 juv.; 5. VIII: 2 ♀ juv.

Lycosa (Tarentula) cuneata (Clerck). Bw, 28. VII: 1 ♀.

Lycosa (Tarentula) aculeata (Clerck). BId, 1. VIII: 1 ♂, 1 ♀, 2 juv.

Lycosa (Trochosa) terricola (Thorell). BIf, 10. VIII: 1 ♀; Ea', 4. VIII: 1 ♀; Fe', 25. VII: 1 ♀; Fg, 23. VII: 1 ♀.

Pardosa mixta (Kulczynski). BIe, 27. VII: 1 ♀.

Pardosa saltuaria (L. Koch). Äe, 17. VII: 1 ♀.

Pardosa tarsalis (Thorell). Fm, 14. VII: 1 ♂.

Pardosa blanda (C. L. Koch). Äc, 23. VII: 1 ♂.

Pardosa ferruginea (L. Koch). Äe, 17. VII: 1 ♂; BId, 1. VIII: 1 ♂.

Pardosa giebeli (Pavesi). Äe, 17. VII: 1 ♂, 3 ♀.

Pardosa bifasciata (C. L. Koch). Fb, 18. VII: 1 ♀.

Evophrys petrensis C. L. Koch. Fi, 15. VII: 1 ♀.

**Dendryphantes rudis* (Sundevall). BIb, 13. VII: 1 ♂, 2 ♀.

Sitticus muralis Schenkel. BIe, Fundort des Typusexemplares, 27. VII: 5 ♀.

Die Exemplare sind weniger abgerieben als das typische. Die Behaarung des Cephalothorax ist vorzugsweise weiss, wenig mit braun untermischt, nur auf der Kopfplatte etwas ausgeprägter schwarz. Ein weisser Winkel- oder Pfeilfleck reicht nach vorn bis fast in die Mitte der Kopfplatte; von seiner Spitze nach hinten zieht sich eine schmale, undeutlichere mediane Winkelhalbierende, die bei einem Exemplar reinweiss, bei einem andern mit rostfarbenen Haaren untermischt ist.

« Augsbrauen » und « Barthaare » sind reinweiss, die letztern sehr lang und reichlich.

Die Behaarung des Abdomens ist vorwiegend hell; rein schwarze Stellen sind spärlich, reiner weisse finden sich in folgender Ordnung: drei direkt am Vorderrand; den beiden äussern derselben folgen nach hinten zwei weitere Paare in regelmässigen Abständen; die des hintersten Paares sind die grössten und rundlich; sie befinden sich etwas hinter der Mitte; diese Flecken sind mehr oder weniger, aber nicht regelmässig, schwarz umrandet; zwischen ihnen, längs der Mitte, zieht sich eine helle Binde hin, aus weissen, gelbweissen und wenig rostfarbenen Haaren gemischt; hinter dieser Längsbinde folgen zwei bis drei weisse Chevrons auf hellrostfarbenem Grunde; seitlich von diesen finden sich als ausgedehnteste der schwarzbehaarten Stellen ein Paar unregelmässig begrenzter Flecke. Die hintere Umrandung der Oberseite ist ziemlich breit, weiss, nach innen festonniert. Ausserhalb der weissen Fleckenpaare der Vorderhälfte erstreckt sich die helle Mischfarbe bis auf die Hinterleibsseiten; das Weiss ist auf den Seiten undeutlich in Schrägbinden angeordnet.

**Sitticus saxicola* (C. L. Koch). Fe', 25. VII: 1 ♀.

Attulus histrio (Simon). Fm, 8. VIII: 1 ♂.

Salticus scenicus (Clerck). Äb, 14. VII: 1 ♀; Fe', 25. VII: 1 ♀.

Aelurillus insignitus (Olivier). Fi, 15. VII: 3 ♂, 2 ♀.

Phlegra fasciata (Hahn). Fi, 15. VII: 1 ♂; Fm, 8. VIII: 1 ♀ juv.

Dicranopalpus gasteinensis Doleschal. Ec, 4. VIII: 1 ♀; Ed, 21. VII: 1 ♂, 1 ♀.

Mitopus morio (Fabricius). BIe, 27. VII: 1 ♀ (kurzbeinige Bergform).

Parodiellus obliquus (C. L. Koch), (= *Strandibunus glacialis* (C. L. K.)). BId, 1. VIII: 1 ♀; 1 juv.; BIe, 27. VII: 3 ♀.

Megabunus rhinoceros (Canestrini). Äe, 17. VII: 1 ♂, 2 ♀.

Nemastoma dentipalpe (Ausserer). Fe, 12. VII: 1 ♀; Fe', 25. VII: 1 ♂.

Obisium muscorum Leach. Fi, 15. VII: 1 ♀.

**Chthonius tenuis* L. Koch. Fg, 23. VII: 3 ♂.

Die Exemplare sind grösser als diejenigen aus der Umgebung Basels; die Körperringe sind oben dunkler, olivfarben.

B. **Spinnen vom Raimeux bei Moutiers, Berner Jura.**

1. Aufstieg an der Südseite; aus dürrem Laub und aus Moos gesiebt, 16. X. 1925.

Harpactes lepidus (C. L. Koch): 1 ♀, 1 juv.

Drassodes hispanus (L. Koch): 1 ♀.

Gnaphosa bicolor (Hahn): 1 ♀.

Theridion denticulatum (Walckenaer): 1 juv.

Tiso vagans (Blackwall): 1 ♂, 2 ♀.

Minyriolus pusillus (Wider): 3 ♂, 3 ♀.

Diplocephalus fuscipes (Blackwall): 4 ♀.

Tapinocyba pallens (Cambridge): 2 ♀.

Walckenaera (Prosopotheca) corniculans (Cambridge): 1 ♂.

***Trichoncus scrofa* Simon: 1 ♂, 1 ♀.

Centromerus similis Kulczynski: 1 ♀.

Centromerus serratus (Cambridge): 1 ♀.

Macrargus rufus (Wider): 2 ♀.

Microneta viaria (Blackwall): 4 ♂, 4 ♀.

Micryphantes dilutus (Cambridge): 1 ♀.

Lephthyphantes mansuetus (Thorell): 1 ♂.
Lephthyphantes flavipes (Blackwall): 1 ♀.
Lephthyphantes mengei Kulczynski: 1 ♀.
Araneus (Epeira) dromedarius Walckenaer: 2 juv.
Araneus (Epeira) umbraticus Clerck: 1 ♀ (31. X unter Stein).
Oxyptila horticola (C. L. Koch): 1 ♀.
Xysticus robustus (Hahn): 1 ♂ juv.
Xysticus pini (Hahn): 1 ♂ juv.
Clubiona compta C. L. Koch: 1 ♀.
Zora nemoralis (Blackwall): 1 ♀.
Phrurolithus festivus (C. L. Koch): 1 juv.
Hahnia mengei Kulczynski: 1 ♂, 3 ♀.
Pardosa lugubris (Walckenaer): 1 juv.
Marpissa muscosa (Clerck): 1 ♀.
Oligolophus tridens (C. L. Koch): 2 ♀.
Trogulus tricarinatus (Linné): 1 St.

Anmerkung zu *Trichoncus scrofa* Sim.: Das ♂ ist nicht sehr typisch, sondern zeigt Anklänge an *Tr. sordidus* Simon. Der innere Fortsatz der Palpentibia ist etwas stärker gebogen als SIMONS Abbildung von *Tr. scrofa* es darstellt, doch lange nicht so stark als bei der andern Art; die Spitze der Lamina tarsalis ist schmäler als die von *Tr. sordidus*, aber kürzer und plumper als bei *Tr. scrofa.*

Anmerkung zu *Centromerus similis* Kulcz.: Das früher unter diesem Namen aufgeführte Exemplar (Verh. Nat. Ges. Basel, Bd. XXXIV, p. 98) ist ein kleines ♀ von *C. affinis* (Wider), also zu streichen!

2. Südkante der Hochfläche, sonnig und trocken; aus Laub und Moos gesiebt, 31. X. 1925.

Harpactes lepidus (C. L. Koch): 1 ♀.
Gnaphosa bicolor (Hahn): 2 ♀ juv.
Robertus lividus (Blackwall): 1 ♀.
Tiso vagans (Blackwall): 1 ♂.
Minyriolus pusillus (Wider): 1 ♂, 3 ♀.
Diplocephalus fuscipes (Blackwall): 1 ♂, 2 ♀.
Tapinocyba pallens (Cambridge): 1 ♀.
Lophomma herbigradum (Blackwall): 1 ♂ (sehr blass und klein).
Walckenaera (Wideria) antica (Wider): 1 ♀ (zwerghaft).

Microneta viara (Blackwall): 8 ♂, 12 ♀.
Lephthyphantes kochi Kulczynski: 1 ♀.
Oxyptila horticola (C. L. Koch): 1 ♀.
Xysticus robustus (Hahn): 2 ♀ juv.
Xysticus erraticus (Blackwall): 1 ♀ juv.
Clubiona compta C. L. Koch: 1 ♀.
Zora nemoralis (Blackwall): 1 ♀ juv.
Cryphoeca sylvicola (C. L. Koch): 8 ♂, 5 ♀, 2 juv.
Astrobunus ? laevipes (Canestrini): 1 St.
Oligolophus tridens (C. L. Koch): 1 St.
Nemastoma lugubre (Müller): 1 ♀.
Obisium muscorum Leach: 1 St.
Chthonius tetrachelatus (Preyssler): 1 St.

Anmerkung zu *Astrobunus ? laevipes* (Can.): Hinsichtlich der Farbe der Oberseite, sowie der Bedornung der Coxen und Trochanter passt die Beschreibung in Röwer, *Die Weberknechte der Erde*, p. 710, auf das vorliegende Exemplar; dagegen hat der Augenhügel nur 4–5 kurze, stumpfe Tuberkel (keine Paare), was mit *A. meadi* (Thorell) übereinstimmen würde (cf. *l. c.* p. 707 und 709).

3. Schattige, ± feuchte Lagen der Hochfläche, aus Moos gesiebt, 31. X 1925.

Robertus lividus (Blackwall): 1 ♂.
Robertus truncorum (L. Koch): 1 ♀.
Minyriolus pusillus (Wider): 1 ♀.
Diplocephalus latifrons (Cambridge): 4 ♂, 9 ♀.
Tapinocyba pallens (Cambridge): 1 ♀.
Lophomma herbigradum (Blackwall): 1♂, 1 ♀.
Centromerus silvaticus (Blackwall): 3 ♀.
Macrargus rufus (Wider): 1 ♀.
Microneta viaria (Blackwall): 1 ♂, 5 ♀.
Lephthyphantes nodifer Simon: 1 ♂, 2 ♀.
Lephthyphantes tenebricola (Wider): 3 ♀.
Labulla thoracica (Wider): 1 juv.
Pachygnatha degeeri Sundevall: 1 ♀.
Cybaeus tetricus (C. L. Koch): 2 juv.
Cryphoeca sylvicola (C. L. Koch): 13 ♂, 16 ♀, 5 juv.

Platybunus pinetorum (C. L. Koch): 2 juv.
Nemastoma lugubre (Müller): 5 ♂, 4 ♀.
Obisium simoni L. Koch: 2 St.
Obisium muscorum Leach: 11 St.
Obisium simile L. Koch: 9 St.

C. Spinnen aus dem Niederterrassenwald, vom Rheinfelder Stauwehr bis zum Unterforst von Moehlin, 16 V. 1925.

Dictyna pusilla Thorell: 1 ♂.
Theridion sisyphium (Clerck): 1 ♂.
Theridion varians Hahn: 1 ♂.
Theridion tinctum (Walckenaer): 1 ♀ (Sternum ganz schwarz).
Dicyphus cornutus (Blackwall): 1 ♂.
Dismodicus elevatus (C. L. Koch): 2 ♂.
Dismodicus bifrons (Blackwall): 1 ♂.
Oedothorax agrestis (Blackwall): 1 ♂, 4 ♀.
Trematocephalus cristatus (Wider): 2 ♂.
Erigone graminicola (Sundevall): 5 ♂, 1 ♀.
Batkyphantes dorsalis (Wider): 2 ♀.
Lephthyphantes flavipes (Blackwall): 2 ♂.
Lephthyphantes mengei Kulczynski: 1 ♂.
Linyphia hortensis Sundevall: 2 ♀.
Pachygnatha clercki Sundevall: 1 ♀.
Tetragnatha solandri (Scopoli): 3 ♂, 2 ♀.
Tetragnatha obtusa C. L. Koch, forma *intermedia* Kulczynski: 2 ♀.
Meta segmentata (Clerck), var. *mengei* (Blackwall): 1 ♂, 1 ♀.
Araneus (Epeira) omoedus (Thorell): 1 ♀.
Araneus (Epeira) patagiatus Clerck): 4 ♂, 8 ♀.
Araneus (Singa) nitidulus (C. L. Koch): 1 ♂.
Araneus (Cercidia) prominens (Westring): 1 ♂.
Tmarus piger (Walckenaer): 2 ♂, 1 ♀.
Misumena vatia (Clerck): 2 ♂, 1 ♀.
Oxyptila trux (Blackwall): 1 ♂.
Xysticus cristatus (Clerck): 1 ♀.
Xysticus pini (Hahn): 1 ♂ immat.
Xysticus lateralis (Hahn): 2 ♀.
Philodromus dispar Walckenaer: 3 ♂, 1 ♀.

Clubiona caerulescens L. Koch: 1 ♀.
Clubiona germanica Thorell: 1 ♀.
Clubiona pallidula (Clerck): 1 ♂.
Anyphaena accentuata (Walckenaer): 1 ♀.
Pisaura mirabilis (Clerck): 1 ♀.
Lycosa (Tarentula) pulverulenta (Clerck): 1 ♀.
***Lycosa (Trochosa) spinipalpis* F. Cambridge: 1 ♂.
Lycosa (Pirata) knorri (Scopoli): 1 ♂, 1 ♀.
Pardosa lugubris (Walckenaer) : 1 ♂.
Pardosa amentata (Clerck): 2 ♂, 3 ♀.
Heliophanus dubius C. L. Koch: 1 ♂.
Heliophanus flavipes (Hahn): 1 ♂.
Salticus scenicus (Clerck): 1 ♀.
Dendryphantes rudis (Sundevall): 1 ♂.
Carrhotus bicolor (Walckenaer): 1 ♂.
Evarcha arcuata (Clerck): 3 ♂, 2 ♀.
Platybunus pinetorum (C. L. Koch): 2 ♀.
Platybunus triangularis (Herbst): 2 ♀.

Anmerkung zu *Trochosa spinipalpis:* Im durchsuchten Gebiet des Möhliner Forstes fehlen Sümpfe oder Moore, die sonst als Aufenthalt dieser Art gelten; höchstens finden sich hie und da feuchte, mit Binsen bewachsene Gräben neben den Waldwegen.

D. **Obisium simile L. Koch, var. cavicola nov. var.?**

Fundort: Ingelsteinfluh bei Dornach, 6. X. 1925; an der Wand des Portals einer kleinen Grotte.

Die vermutlich neue Varietät unterscheidet sich durch beträchtliche Grösse, blasse Farbe und schlankere Palpen von der Stammform.

Totallänge, inclusive Mandibeln: $3^{mm},7$ (ohne Mandibeln: $3^{mm},4$).

Länge des Cephalothorax: $0^{mm},9$.

Breite der Kopfbrust { vor dem Hinterrand: $0^{mm},85$. / im Niveau der Vorderaugen: $0^{mm},7$. / am Stirnrand: $0^{mm},55$.

Länge der Palpentibia, incl. Stiel: $0^{mm},8$ (ohne Stiel c. $0^{mm},6$).
Grösste Breite: c. $0^{mm},25$ bis $0^{mm},3$.
Länge der Scheere mit Einschluss der Finger: $2^{mm},4$.
Länge der Palma (Petiolus inbegriffen): 1^{mm}.

Grösste Breite der Palma: reichlich 0mm,5.

Der Cephalothorax ist sehr blass graulich-olivenfarbig, kaum länger als breit, bis zum Niveau der Vorderaugen nur wenig, von da bis zum Stirnrand beträchtlich verschmälert; letzterer ist bogenförmig recurv; seine Seitenecken erscheinen etwas zahnförmig. Das Epistom ist wohl entwickelt, aber am Ende unscharf. Die Augenstellung ist normal, nur ist das Vorderauge etwas weniger als um seinen Durchmesser vom Stirnrand entfernt.

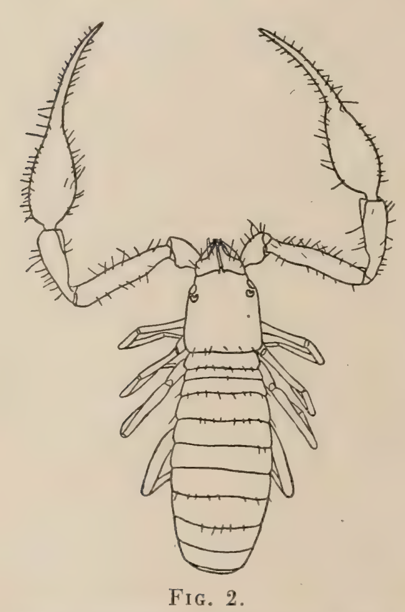


Fig. 2.
Obisium simile L. Koch, var. *cavicola*, nov. var.

Der bewegliche Finger der Mandibeln hat so gut wie gar kein Tuberkel.

Die Palpen sind sehr blass, fast weiss, nur die Finger rötlichbraun.

Der Vorderrand des Trochanters ist mindestens doppelt so lang als das distale Ende breit, schwach convex; der Hinterrand ist vor dem Ende etwas gewölbt. Der Femur ist nahezu parallelseitig, fast gerade, an der Basis etwas stielförmig eingeschnürt, glatt, glänzend, aber etwas uneben. Die Tibia ist schlanker als bei der Stammform, mit Einschluss des Stiels fast dreimal so lang wie breit; der Stiel geht viel unmerklicher in den Hauptteil über; die Aussenseite des Stammes ist schwächer convex; doch ist sein Innenrand gerade, und die distale, mit weicher Haut bedeckte Einbuchtung reicht annähernd bis zu seiner Mitte. Auch die Tibia ist glatt und glänzend. Die Palma ist etwas länger als die Tibia, schmäler, innen schwächer convex als die der Stammform. Die Finger sind fast 1½ mal so lang als die Palma.

Die Beine sind sehr hell, fast weisslich.

Die Oberseite des Hinterleibs ist etwas dunkler als der Cephalothorax, aber mit ähnlichem Farbton.

Vol. 33, nº 6. — Avril 1926.

TRAVAUX DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE ET ANATOMIE COMPARÉE
DE L'UNIVERSITÉ DE GENÈVE

La Greffe de l'œil.

I. Etude histologique sur la greffe de l'œil chez la larve de Salamandre *(Salamandra maculosa)*.

PAR

Robert MATTHEY

Docteur ès Sciences

Avec les planches 2, 3, 4 et 3 figures dans le texte.

SOMMAIRE

INTRODUCTION.

Quelques mots d'introduction suffiront: l'historique de la greffe de l'œil trouvera en effet mieux sa place dans un travail ultérieur où les questions touchant le rétablissement fonctionnel du bulbe oculaire après implantation seront examinées. Il ne s'agit ici que d'une étude histologique entreprise dans le but de mieux comprendre

le mécanisme de ces phénomènes. Renvoyant donc à plus tard l'examen critique des travaux parus sur la question (ceci pour la simple raison que la presque totalité de ces travaux ne s'est occupée que du côté physiologique du problème), je donne ici les résultats obtenus au point de vue histologique et anatomo-pathologique.

Avant d'aborder mon sujet, je tiens à exprimer ici ma reconnaissance à M. le Professeur GUYÉNOT, mon cher maître, qui bien plus que moi a été l'animateur de ces recherches et à l'hospitalité duquel je suis redevable de travailler au Laboratoire de zoologie de l'Université de Genève. Merci aussi à MM. les Drs A. NAVILLE et O. SCHOTTÉ, dont les conseils m'ont été un appui précieux,et à mon ami M. J. DE BEAUMONT, dont les connaissances en matière de photographie m'ont puissamment aidé à illustrer ce mémoire.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE.

Matériel. Mes investigations ont porté exclusivement sur des larves de *Salamandra maculosa* très jeunes, obtenues au printemps par parturition normale, en hiver par l'ouverture des uterus de femelles adultes. Ces larves sont conservées dans des cristallisoirs à moitié remplis d'eau, et abondamment nourries de petits animaux aquatiques: Oligochètes, Copépodes, larves d'Ephémérides et de Chironomes.

Anesthésie. Elle se produit en 5 à 10 minutes dans l'eau où barbotte de l'air chargé de vapeurs d'éther.

Opérations. 1° Auto-implantation.

La larve est placée sur du papier filtre humide. Sous le binoculaire je pratique une incision à l'angle postérieur de l'œil, puis je coupe la peau tout autour de celui-ci en respectant toutefois une bande étroite à l'angle antérieur de l'œil. Celui-ci est alors soulevé (fig. 1),




FIG. 1.
Schéma représentant la marche d'une auto-implantation.
A gauche, la première incision à l'angle postérieur de l'œil;
A droite, l'œil est complètement rabattu hors de l'orbite mais retenu encore par une bandelette cutanée.

les muscles et les nerfs coupés, et l'œil est enfin rabattu complètement en dehors. Après avoir vérifié la section du nerf optique et des muscles, je remets l'œil en place et l'opération est terminée. La bandelette cutanée que je respecte assure la vascularisation de la cornée et l'orientation parfaite du bulbe.

2º Implantation de l'œil sur le sommet du crâne.

Les schémas (fig. 2) me paraissent expliquer suffisamment

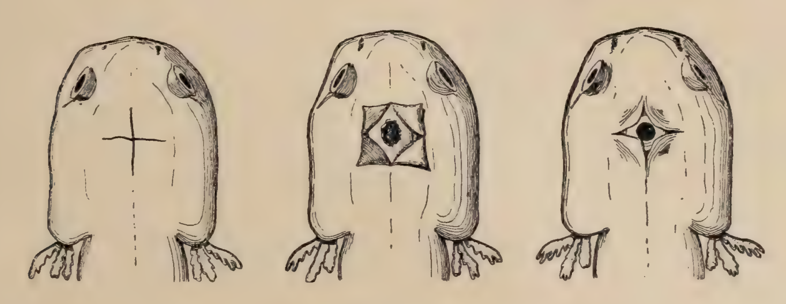


Fig. 2.

Schéma montrant l'implantation de l'œil sur le sommet de la tête.

A gauche, incisions en croix ; au milieu, les 4 lobes triangulaires sont rabattus, et le crâne ouvert ; à droite, l'œil prélevé sur un autre sujet est maintenu en place par les mêmes lobes et fixé solidement.

cette opération : la peau est incisée en croix, les quatre lobes triangulaires ainsi délimités, rabattus, la voûte membraneuse du crâne ouverte. Je prélève alors un œil sur un autre sujet et le dépose au milieu de ce calice donc je rabats les 4 lobes qui sertissent l'œil et le maintiennent en place.

Soins post opératoires. Ils sont très simples. La larve opérée est placée pour quelques heures sur du coton humide : elle peut ensuite, sans inconvénients, être reportée dans l'eau. En général, elle recommence à manger 24 heures après l'intervention.

Technique. Les larves ont été examinées sur coupes au moyen des méthodes suivantes :

Sublimé acétique.	Hémalun.	Eosine (ou Eosine Orange)
Zenker.	»	» » »
Zenker.	Hématoxyline au fer.	van Gieson.
Zenker.	»	» » trichromique de P. Masson.
Zenker.	Safranine.	Picro-indigo-carmin.
Zenker.	Magenta,	Picro-indigo-carmin.

Cette dernière méthode, due à Cajal, m'a donné des résultats si supérieurs à toutes les autres, que j'ai tenu à refaire une série complète à l'aide de ce procédé. J'ai modifié la méthode de différenciation en ce sens que je remplace l'eau acétifiée, par l'alcool à 95° ou mieux encore par l'alcool aiguisé d'une à deux gouttes d'acide acétique pour 60 à 70 cm³. La différenciation est alors très rapide et les conjonctifs deviennent d'un bleu parfait. J'ai coupé à 8 ou 10μ.

L'autogreffe gauche.

J'ai pratiqué cette opération sur deux séries de larves. La première comprend des animaux opérés fin avril 1925 et fixés 14, 16, 20, 26, 33, 45, 50, 62, 72 jours après l'opération.

La seconde se compose de larves extraites en janvier 1926 de l'utérus maternel et examinées 3, 5, 7, 10, 12, 29, 43, 52 jours après le greffe.

Cette deuxième série, traitée par la méthode unique du Trichromique de Cajal, m'a donné des résultats meilleurs et plus homogènes que la première. Celle-ci a compté de nombreux cas pathologiques, souvent très intéressants, car ils mettent particulièrement en évidence certains écueils auxquels peuvent se heurter la régénération du nerf optique et la conservation de la rétine après implantation.

Au point de vue macroscopique, les résultats de l'implantation sont toujours parfaits. Après 3 à 4 jours, l'œil, même examiné au binoculaire, ne diffère en rien d'un œil normal. C'est dire que je n'ai jamais constaté ce trouble de la cornée et des milieux optiques si général lorsqu'on s'adresse à des Tritons adultes ou à des Mammifères.

La régénération du nerf optique paraît, d'autre part, moins gênée par des obstacles mécaniques (sur la grande importance desquels j'aurai à revenir) que chez les Urodèles adultes. Les méninges, en particulier, sont toujours facilement traversées par les fibres du nerf optique en régénération.

Constatations histologiques et histoire clinique de l'œil greffé.

Nous allons étudier successivement :

a) *le comportement de la rétine*;

b) la régénération du nerf;

c) la dégénérescence du tronçon nerveux proximal séparé de l'œil, son centre trophique.

a) Rappelons brièvement quelle est, d'après Oppel et Cajal, la constitution de la rétine normale. Chez la larve de Salamandre on y distingue facilement les couches suivantes:

1º Couche des fibres nerveuses. Ce sont les cylindre-axes issus des cellules ganglionnaires.

2º Couche des cellules ganglionnaires. Ce sont les cellules du ganglion optique à ramifications dendritiques diffuses ou bistratifiées.

3º Couche réticulée interne. Cette couche est une zone complexe d'articulations entre cellules ganglionnaires, bipolaires et amacrines.

4º Couche granuleuse interne. Ses nombreux noyaux appartiennent essentiellement à des cellules bipolaires et à des cellules ganglionnaires horizontales.

5º Couche réticulée externe. Zone d'articulation de la couche précédente avec les arborisations des éléments visuels.

6. Couche des corps de cônes et bâtonnets.

7º Couche des cônes et bâtonnets. Ils sont ici de différentes sortes: bâtonnets rouges et verts, cônes, doubles cônes et doubles bâtonnets.

Examinons maintenant, stade par stade, les modifications que présente un œil réimplanté. Nous distinguerons parmi celles-ci certains changements, en quelque sorte normaux et qui se produisent toujours, puis d'autres modifications qui représentent autant de cas pathologiques et de tendances à l'insuccès. Après 3 jours (Pl. 4, fig. 6), l'œil paraît quelque peu déprimé antéro-postérieurement et présente entre les deux couches écartées de sa choroïde de nombreuses hématies représentant un foyer hémorragique diffus.

La rétine frappe immédiatement par son aspect. Toute sa portion centrale, représentant environ les 2/3 de sa surface, montre la plus grande partie de ses noyaux contractés et réduits à l'état d'un granule chromatique fortement coloré, mais privé de toute structure visible. Toutes les couches rétiniennes ne sont d'ailleurs pas également affectées de ce phénomène. La couche ganglionnaire présente un nombre relativement petit de noyaux anormaux, tandis que la

couche granuleuse en est presque uniquement composée. Les corps des cônes et des bâtonnets ne sont très contractés que dans la région immédiatement péri-papillaire; de même les éléments visuels eux-mêmes ont disparu dans cette région mais paraissent normaux dans la zone périphérique. Ce qui frappe encore, c'est la périphérie de la rétine, environ un tiers de la surface, qui, dans tous les cas examinés et à tous les stades, persiste absolument normale dans toutes ses couches, et ne cessant jamais de présenter, preuve de sa bonne conservation, de nombreuses mitoses. Cette résistance a de quoi surprendre. En effet, si la cause de la dégénérescence des noyaux est un trouble trophique dû à la rupture des rameaux de l'artère ophtalmique, comment expliquer l'action inégale de cette dénutrition sur les éléments rétiniens ? Je reviendrai plus loin sur le rôle de la zone périphérique.

Après 5 jours. L'amélioration peut être remarquable. Un léger aplatissement de l'œil persiste. Dans l'organe même, il n'y a plus trace de foyer hémorragique, quoiqu'il y en ait de volumineux dans le tissu conjonctif sous-jacent. La rétine est quasi normale, excepté cependant dans la zone papillaire où elle manifeste un léger décollement sur une faible étendue. La même région paraît également dépourvue d'éléments visuels. Les noyaux sont en général normaux, et ce n'est que dans la couche granuleuse et celle des corps des cônes que l'on trouve encore des éléments nucléaires réduits à un granule chromatique; ces noyaux sont distribués dans la région tout à fait centrale. La couche ganglionnaire paraît absolument normale, et il en est de même pour la zone périphérique et les couches plexiformes. Ainsi, il n'y a guère à signaler, comme apparence pathologique, que de petits désordres ne portant que sur une faible partie des couches qui en sont affectées.

Après 7 jours. (Pl. 4, fig. 7 et 8). L'aspect a peu changé, et est, à peu de chose près, celui d'un œil normal. Il y a cependant un point tout près de la papille où la rétine est quelque peu décollée de sa choroïde et forme un pli. Ce n'est qu'au niveau de ce pli que nous observons deux faits anormaux: dans la couche ganglionnaire quelques noyaux contractés et, dans la couche des cônes et bâtonnets, une forte dégénérescence et la disparition presque complète de ces éléments.

Après 10 jours. L'œil est absolument normal dans toutes ses couches, mais il n'y a encore aucune régénération du nerf optique.

Après 12 jours. La rétine est alors guérie et c'est à ce moment que débute en général la régénération du nerf. Dans les cas favorables, cette guérison est durable. Cependant, je n'ai jamais vu de cas où ne persistât pas un léger décollement portant soit sur la région papillaire elle-même, soit sur une zone immédiatement concentrique à cette région. Ces observations trouveront mieux leur place dans ce qui suit.

Cas pathologiques.

La guérison de la rétine ne suit pas toujours un cours aussi favorable. On observe fréquemment des cas où les processus d'assainissement n'arrivent pas à restituer à l'œil opéré un aspect normal. De l'examen de ces cas, il ressort immédiatement que les échecs sont à attribuer, avant tout, au décollement de la rétine. Les causes de ce décollement sont assez difficiles à élucider. Il faut évidemment les rechercher dans le traumatisme opératoire agissant directement ou indirectement, par exemple par l'intermédiaire d'une hémorragie. Quoi qu'il en soit, ce décollement de la rétine a toujours pour effet, dès qu'il en intéresse une portion un peu étendue, le désordre des éléments cellulaires situés au-dessus de lui. L'on peut donc toujours ramener les cas pathologiques observés: 1° à un décollement de la rétine; 2° au désordre des couches qui la composent.

Chez la larve de Salamandre, je n'ai jamais observé, en effet, les lésions si fréquentes chez le Triton: rétinite pigmentaire, cataracte, fonte de l'œil.

Je répète encore ici que la région périphérique de la rétine n'est jamais touchée par les phénomènes morbides; je vais concrétiser ces données générales au moyen de quelques exemples.

S. E., opérée le 30 janvier 1926, est fixée aprés 12 jours: la rétine est histologiquement normale, mais la poussée du nerf hors de l'œil paraît avoir provoqué, comme par un phénomène de réaction, le décollement de la rétine dans la zone péri-papillaire. Le résultat est une sorte d'évagination rétinienne vers l'intérieur de l'œil.

S. IV (Pl. 3, fig. 4). Opérée le 2 mai 1925 et fixée après 20 jours. La régénération a commencé de façon très nette. Les modifications générales sont l'amincissement extraordinaire de la rétine dans la région péri-papillaire, et le décollement de la même région, corrélatif du désordre des couches qui la composent. La couche ganglionnaire

et la couche granuleuse sont particulièrement atteintes, et contiennent passablement de pigment. La couche granuleuse compte, dans sa région la plus dégénérée, deux étages de noyaux seulement (normalement 5 à 6).

S. X. Opérée le 4 mai 1925 et fixée 50 jours après. La rétine est quasi normale, mais toujours amincie et décollée dans la zone péripapillaire où se confondent la couche ganglionnaire et la couche granuleuse; la première de ces couches est amincie et réduite à un rang de noyaux (normalement 2 à 3).

Ces trois cas nous montrent trois aspects pathologiques différents. L'amincissement de la rétine dans ses portions décollées s'explique aisément en admettant que la choroïde constitue son centre trophique.

Régénération du nerf.

Normale. La régénération du nerf commence à être perceptible vers le douzième jour. Lorsqu'elle suit un cours normal, elle peut s'achever assez rapidement. Le temps le plus court que j'ai observé l'a été chez l'animal *S. V.* qui, sacrifié 26 jours après opération — celle-ci ayant eu lieu le 2 mai 1925 — présentait un nerf d'aspect très normal et simplement un peu plus étroit sur les coupes que le nerf témoin (du tiers au quart). Trois individus fixés 43 (*S.G.*) et 52 jours (*S.H.*, *S.I.*) après la greffe (celle-ci du 13 janvier 1926) avaient également reconstitué des nerfs optiques complets. D'autres fois, la régénération est plus longue: après 33 jours, le nerf optique de *S. VI* avait tout juste franchi le trou optique et *S. VIII*, après 45 jours, montre un nerf qui n'a pas dépassé la moitié de la distance séparant l'œil du cerveau.

Comme temps moyens, je crois que l'on peut proposer les chiffres suivants:

Début de la régénération	10 jours
Mi-distance	30 »
Régénération achevée	40 »

Ceci pour des larves largement alimentées. Ces chiffres montrent également que la régénération se poursuit d'autant plus vite qu'elle est plus avancée, ce qui peut comporter plusieurs explications.

Histologiquement, voici les constatations que l'on peut faire: les cylindraxes issus des cellules ganglionnaires croissent avec

exubérance, mais ne conservent pas l'ordonnance exacte de l'ontogénie. A l'échelle embryologique, on le sait, les fibres issues d'un secteur donné de la rétine occupent, sur une coupe du nerf optique, le secteur correspondant; le résultat visible de cette disposition est, sur une coupe transversale de l'œil passant au niveau de la papille, un aspect d'Y parfaitement symétrique (le jambage vertical représentant le nerf, et les branches obliques l'arrivée des cylindraxes qui le constituent).

La pl. 2, fig. 1 montre l'aspect beaucoup moins régulier que présente la papille d'un nerf en régénération. Nous constatons facilement la présence de plusieurs faisceaux qui ne présentent pas la belle régularité et la symétrie irréprochable des papilles normales.

La même figure montre, à sa partie inférieure, de grands noyaux allongés qui, vraisemblablement, représentent les noyaux des futures gaines. Les caryocinèses sont toujours assez nombreuses dans la couche granuleuse, au voisinage immédiat du nerf en régénération: elles intéressent vraisemblablement des éléments indifférenciés qui émigrent avec les fibres nerveuses, dont elles constituent les gaines. Après la sortie du nerf hors de l'œil, ces cellules continuent à se diviser et les mitoses sont toujours très nombreuses à la surface du nerf en régénération. Peut-être n'est-il pas impossible que des éléments émigrés du conjonctif environnant contribuent à cette formation des gaines.

La direction de l'optique est bien, *grosso modo*, celle qu'avait le nerf ancien, mais son trajet n'est souvent pas aussi net. Il a tendance à former des bulbes, à pousser des prolongements qui vont se perdre dans le tissu conjonctif. La section brutale des nerfs, des vaisseaux et des muscles provoque souvent, à la faveur de la dégénérescence qui suit l'opération, la formation d'espaces vides que le nerf néo-formé paraît avoir tendance à remplir. C'est en général vers la moitié de son parcours, et peu avant qu'il ne pénètre à l'intérieur du crâne, que l'on voit le plus souvent le nerf se renfler et marquer en quelque sorte une hésitation Je reviendrai tout à l'heure sur la cause que je crois avoir élucidée de ces « essais et erreurs ».

La pénétration dans le cerveau, dans tous les cas examinés, se fait à l'endroit même d'où émergeait l'ancien nerf: elle paraît être beaucoup plus facile que chez les Urodèles adultes où le nerf optique régénéré ne parvient souvent pas à entrer dans l'encéphale, dont les méninges constituent un obstacle alors insurmontable.

Pathologique, Le nerf en régénération peut exagérer la tendance qu'il a à former des bulbes et à pousser des ramifications perdues dans les tissus environnants. J'ai représenté (fig. 3) un cas particulièrement instructif, parce qu'il nous donne la clef du mécanisme probable de ces malformations. Nous voyons le nerf optique (N. O.) qui a commencé à régénérer en formant tout d'abord un gros tronçon nerveux; arrivé au voisinage de la branche ophtalmique de la 5me paire (N. T.), le nerf optique vient s'accoler étroitement à elle, se mouler sur elle, mais sans cependant confondre ses fibres avec celles de cette branche. En même temps, il change de direction et s'infléchit vers l'arrière parallèlement au trijumeau, puis brusquement se perd. Un autre prolongement très mince se perd également dans le conjonctif et les éléments des muscles en régénération. Enfin, un autre rameau (N. O.) très grêle, mais très régulier d'aspect, se détache dans la région d'accollement avec le trijumeau, traverse le trou optique du sphénoïde (S) et rejoint l'encéphale (E).

Ce cas (et plusieurs autres moins caractéristiques) montre clairement que toute masse nerveuse un peu importante exerce une attraction sur le nerf en régénération. Ici, l'ophtalmique agit comme un centre primaire d'attraction sur l'optique qui a alors tendance à se souder avec lui. Le centre secondaire beaucoup plus volumineux est représenté par l'encéphale avec lequel le nerf néo-formé finit par entrer en rapport.

Dégénérescence du tronçon proximal.

Peu après l'opération, la partie proximale du nerf optique séparée de son centre trophique — l'œil — commence à dégénérer.

Après 3 jours. Le tronçon nerveux paraît encore normal et ne diffère pas du nerf témoin.

Après 5 jours. Par contre, après 5 jours, le nerf coupé paraît envahi par des noyaux qui se sont subitement multipliés. L'origine de ces noyaux n'est pas très facile à élucider. L'hypothèse la plus simple est de l'attribuer à la prolifération des noyaux des gaines qui se multiplient et pénètrent dans la profondeur du nerf dont ils dissocient les faisceaux. D'autre part, on observe relativement peu de caryocinèses dans ce nerf dégénéré, alors que le grand nombre des éléments nucléaires devrait, semble-t-il, avoir pour corrolaire

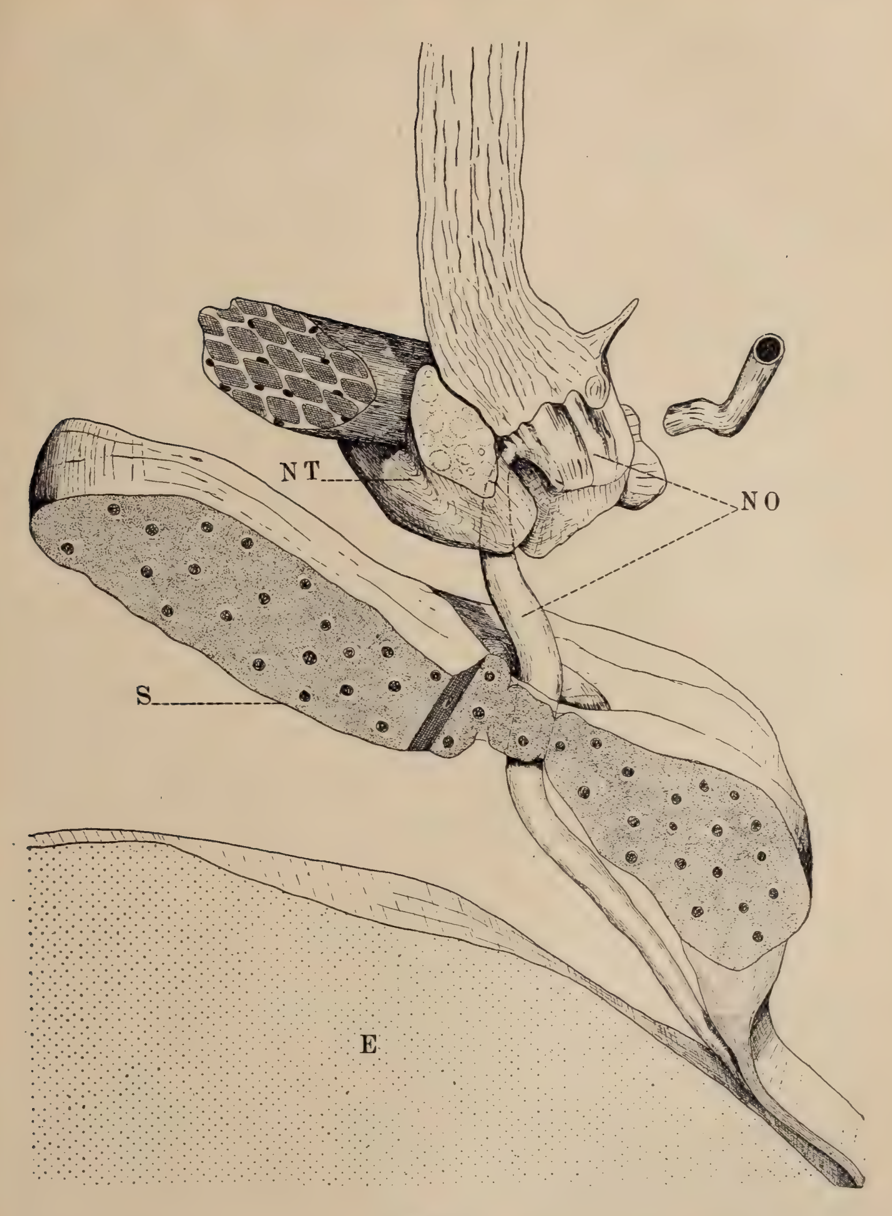


Fig. 3.

Figure demi-schématique résultant de la superposition de 5 coupes, distantes entre elles de 56 μ.

N. O. = Nerf optique. N. T. = Nerf trijumeau (branche ophtalmique). S. = Sphénoïde. E. = Encéphale.

un grand nombre de mitoses (à moins que celles-ci ne s'effectuent avec une très grande rapidité). Je suis donc enclin à admettre: soit une migration d'éléments conjonctifs à partir du tissu avoisinant, soit un certain glissement, le long du nerf, d'éléments névrogliques émigrés du cerveau, ce que l'examen des coupes paraît souvent montrer.

L'aspect du tronçon proximal ne varie plus beaucoup, sinon en dimensions linéaires.

Après 16 jours. La fig. 2 de la Pl. 2, nous montre que le nerf est complètement envahi dans toute son épaisseur par des noyaux, souvent pycnotiques, parmi lesquels on remarque, en outre, quelques mitoses.

Après 20 jours, le nerf a beaucoup diminué et les noyaux ont pris une forme très allongée, alors qu'au début ils sont plutôt ovoïdes.

Après 45 jours (Pl. 3, fig. 3), la dégénérescence est extrême et facile à constater. Ce stade est le dernier que l'on puisse examiner. Lorsque la régénération du nerf à partir de l'œil est lente, on peut encore observer des cas (par exemple *S. X.* et *S. XI.* après 50 et 62 jours) où il n'y a plus trace de tronçon proximal.

Je me suis demandé si, en l'absence de l'œil, les processus dégénératifs suivaient exactement la même marche. Des coupes pratiquées à intervalles de 3, 5 et 7 jours après simple énucléation de l'œil montrent une régression du tronçon proximal identique à celle observée après auto-implantation.

Discussion.

Lorsque la rétine présente, après la greffe, des phénomènes de dégénérescence puis guérit, l'on peut se demander si les éléments atteints disparaissent complètement pour être ensuite remplacés par d'autres, ou bien si, au contraire, les cellules normales que l'on observe quelques semaines après l'implantation sont les mêmes que celles dont nous avons vu les noyaux à l'état contracté. L'examen de la zone périphérique donne, à première vue, une certaine force à la première hypothèse.

J'ai déjà signalé la grande quantité de cinèses que l'on découvre dans cette région (qui englobe la *pars caeca* et la partie tout à fait externe du territoire rétinien visuel). Les mitoses manquent, au contraire, absolument dans tout le reste de la rétine, si ce n'est

toutefois aux environs immédiats de la papille (formation des gaines). Il est donc tentant de voir dans ce tissu à grande activité caryocinétique une sorte de réservoir où se formeraient des cellules nouvelles, capables ensuite de remplacer les éléments dégénérés.

Il n'en est probablement rien. Une première raison d'ordre théorique milite contre cette interprétation: à l'échelle organogénétique, la rétine se différencie du centre à la périphérie (Hertwig). Il serait donc étonnant que, dans la régénération, on ait affaire à une spécialisation des éléments allant de la périphérie au centre. Une deuxième objection est plus grave: l'œil témoin possède une quantité de cinèses qui, à première vue, ne paraît pas inférieure à celle de l'œil implanté. La numération des mitoses tranchera la question: il est en effet bien évident que si l'on trouve dans l'œil greffé un grand excès de divisions par rapport à l'œil normal, on pourra conclure en faveur de l'hypothèse énoncée ci-dessus. Ces numérations, voici comment je les ai exécutées: je détermine les deux coupes qui, pour un même animal, contiennent le point d'émergence du nerf hors de la choroïde: ces sections sont en général très rapprochées l'une de l'autre sur des coupes rigoureusement transversales. Supposons alors que trois tranches les séparent; je choisis la deuxième et dénombre les mitoses 15 coupes avant et 15 coupes après. Je n'ai pas jugé nécessaire de reconstituer exactement les cinèses: je puis avoir compté deux fois une même division; mais les chances d'erreur étant les mêmes pour les deux yeux, le résultat final doit être tout au moins approché. Voici les résultats:

Animal	Nombre de cinèses Œil normal	Nombre de cinèses Œil greffé	Pourcentage par rapport à l'œil normal
S. A. (3 jours)	110	67	60 %
S. B. (5 jours)	144	105	72 %
S. C. (7 jours)	130	80	61 %
S. E. (12 jours)	102	92	90 %
S. F. (29 jours)	50	86	172 %
S. G. (43 jours)	88	109	123 %
S. H. (52 jours) (dans ce dernier cas, l'examen porte sur 20 coupes)	63	64	101 %

Ces chiffres permettent les constatations suivantes. Après la greffe, le nombre de divisions cellulaires dans l'œil implanté est inférieur à celui de l'œil témoin. Plus tard, les connexions vasculaires étant bien rétablies, ce nombre est au contraire supérieur. Il y a là un processus de régulation tel que finalement l'examen global des nombres montre leur égalité approximative dans les deux mois qui suivent l'opération.

On peut en conclure que les cinèses de la partie rétinienne périphérique représentent uniquement des divisions d'accroissement. Il n'y a pas remplacement des éléments dégénérés, mais guérison sur place de ceux-ci.

Pour ce qui concerne le nerf, je remarquerai que sa régénération trouve une explication (tout au moins verbale) dans les cadres des théories neurotropique de Cajal et neurobiotactique de Kappers.

L'œil greffé sur le sommet du crane.

L'idée de cette opération est la même que celle qui a inspiré Uhlenhut, et l'opération elle-même a été décrite au chapitre II.

Résultats. Après 43 jours, la Salamandre *S. VII* montre une régénération complète de l'optique et la pénétration de ce nerf dans le cerveau moyen (Pl. 4, fig. 11 et 12).

La rétine présente un aspect très analogue à celui que j'ai figuré dans la Pl. 3, fig. 2. Là encore, nous retrouvons une zone péripapillaire décollée très amincie, aux couches partiellement confondues. Là encore, la régénération du nerf manifeste une exubérance, génératrice de désordres. Le trajet de ce nerf montre sa pénétration à travers le conjonctif et sa fusion avec l'encéphale qui semble s'exhausser vers lui. Ce cas montre, avec une netteté particulière, la tendance neurobiotactique du nerf en régénération, alors que l'œil est implanté dans une situation complètement différente de celle qu'il occupe normalement.

La Pl. 4, fig. 10, représente une coupe sagittale obtenue chez un autre animal 49 jours après l'opération. Ici la rétine est bien mieux conservée, mais le nerf ne manifeste aucune tendance à joindre le cerveau, probablement parce que la cicatrisation de la voûte membraneuse du crâne est intervenue de façon très précoce.

Un autre cas, examiné après 18 jours, présente un état absolument comparable à celui d'une autogreffe du même âge.

Aberration.

La Pl. 4, fig. 13 est la photographie d'un œil normal dont la rétine présente une malformation (?) que j'ai rencontrée chez 1/4 environ des jeunes larves de Salamandres.

La rétine présente une invagination curieuse à laquelle participent au moins quatre couches (couche des fibres nerveuses, couche ganglionnaire, couche plexiforme interne, couche granuleuse). J'ai rencontré cette disposition, dont je n'ai pas trouvé mention dans la littérature, tantôt dans un œil, tantôt dans les deux yeux des individus examinés.

Conclusions.

L'étude de la greffe de l'œil chez la larve de Salamandre permet d'établir les conclusions suivantes:

1º La rétine présente, peu après l'implantation, des phénomènes de dégénérescence qui ensuite s'amendent rapidement en évoluant vers une guérison plus ou moins complète.

2º Cette guérison paraît bien porter sur les éléments qui avaient dégénéré et qui ne sont pas remplacés par d'autres.

3º L'aspect final, dans le cas d'une greffe bien réussie, est identique à celui que montre un œil normal.

4º La régénération du nerf optique s'explique par les théories de Cajal et Kappers. Elle peut être influencée par des centres nerveux d'importance secondaire (Trijumeau).

5º Les phénomènes sont identiques lorsque l'œil est transplanté hors de sa position normale.

BIBLIOGRAPHIE

1925. Abderhalden, E. *Beitrag zur Frage der Re- und Transplantation von Augen.* Pflügers Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 207.

1917. Altschuler, A. *Zur Kenntnis der Entwicklung des Gehirns bei den Amphibien.* Inaug. Dissert. Bern.

1924. Blatt, N. *Das Problem der partiellen und totalen Augentransplantation.* V. Graefes Arch. f. Ophtalm. Bd. 114.

1891. Burckhardt, R. *Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton un Ichtyopis.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 52.

1912. Bütschli, O. *Vorlesungen über vergleichende Anatomie*, Leipzig.

1911. Cajal, S. R. *Histologie du système nerveux de l'homme et des vertébrés.* (Trad. franç. L. Azoulay). Paris.

1924. Carlson, A. J. *Transplanting of the eye.* Journ. of the americ. med. Assoc. Vol. 83.

1913. Franz, V. *Sehorgan*, in: Oppel, A. Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie. Iena,

1923. Groll, O. *Ueber Transplantation von Rückenhaut an Stelle der Conjuntiva bei Larven von Rana fusca.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 100.

1906. Hertwig, O. *Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.* Iena.

1923. Jellinck, A. *Die Replantation von Augen, Dressurversuche an Ratten optisch verschiedenen Dressurgefässen.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 99.

1921. Kappers, C. U. A. *Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen.* Haarlem.

1923. Kolmer, W. *Die Replantation von Augen. Histologische Untersuchungen an transplantierten Augen.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 99.

1923. Koppanyi, T. *Die Replantation von Augen- Haltbarkeit und Funktionsprüfung bei verschiedenen Wirbeltierklassen.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 99.

1923. — *Ueber das Wachstum von replantierten Augen.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 99.

1923. — *Die Physiologie der replantierten Saügeraugen.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 99.

1923. Koppanyi, T. *Wechsel der Augen und Körperfarbe.* Arch. f. Entw. Mech. Vol. 99.

1917. Laurens, H. and Williams, J. W. *Photomechanical changes in the retina of normal and transplanted Eyes of Amblystoma Larvae.* Journ. exp. Zool. Vol. 23.

1908. Lewis-Warren, H. *Experiments of the origin and differentiation of the optic vesicle in Amphibia.* Amer. Journ. Anat. Vol. 7.

1913. McKibben, P. S. *The Eye-mucle Nerves in Necturus.* Journ. of comp. Neurol. Vol. 23.

1924. Matthes, E. *Die Rolle des Gesichts-, Geruchs-, und Erschütterungssinnes für den Nahrungserwerb von Triton.* Biol. Zentralbl. Bd. 44.

1925. Matthey, R. *Récupération de la vue après résection des nerfs optiques chez le Triton.* C. R. Soc. Biol. Tome 93.

1926. — *Récupération de la vue après greffe de l'œil chez le Triton adulte.* C. R. Soc. Biol., Tome 94.

1925. May, R. M. and Detwiler, S. R. *The relation of transplanted eyes to developing nerve centers.* Journ. exp. Zool. Vol. 43.

1906. Pardo, R. *Enucleazione ed innesto del bulbo oculare nei tritoni.* Atti Accad. Lincei, (5) Vol. 15.

1923. Przibram, H. *Die Methode autophorer Transplantation, zugleich die Replantation von Augen I.* Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 99.

1912. Uhlenhut, E. *Die Transplantation des Amphibienauges.* Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 33.

1925. Weissfeiler, J. *Régénération du cerveau et du nerf olfactif chez les Batraciens modèles.* Rev. suisse Zool. Vol. 32.

1923. Wiesner, B. P. *Die Replantation der Kristallinse entwickelter Tiere.* Arch. f. Entw.-Mech. Vol. 99.

EXPLICATION DES PLANCHES.

Planche 2.

Fig. 1. Papille montrant le nerf optique en voie de régénération, 29 jours après la greffe. Coupe transversale.
Zenker. Trichromique de Cajal (× 800).

Fig. 2. Dégénérescence du tronçon proximal après 16 jours. Coupe transversale. Sublimé acétique. Hémalun. Eosine-Orange (×180).

Planche 3.

Fig. 3. Rapports normaux de l'œil avec le cerveau. Coupe transversale légèrement oblique.
mlr = muscle droit latéral.
n.t. = branche ophtalmique du nerf trijumeau.
Sublimé acétique. Hémalun. Eosine-Orange (×90).

Fig. 4. Etat de l'œil après 18 jours, dans un cas défavorable, coupe transversale. Sublimé acétique. Hémalun. Eosine-Orange. (×90)

Fig. 5. Dégénérescence du tronçon proximal après 45 jours. Coupe transversale.
n.d. = nerf dégénéré.
n.t. = nerf témoin.
Zenker. Hémalun. Eosine-Orange (×90).

Planche 4.

Fig. 6. Etat de l'œil après 3 jours. Coupe transversale.
Zenker. Trichromique de Cajal (×80).

Fig. 7. Etat de l'œil après 7 jours. Coupe transversale.
Zenker. Trichromique de Cajal (×80).

Fig. 8. Id. Région papillaire vue à un plus fort grossissement (×280).

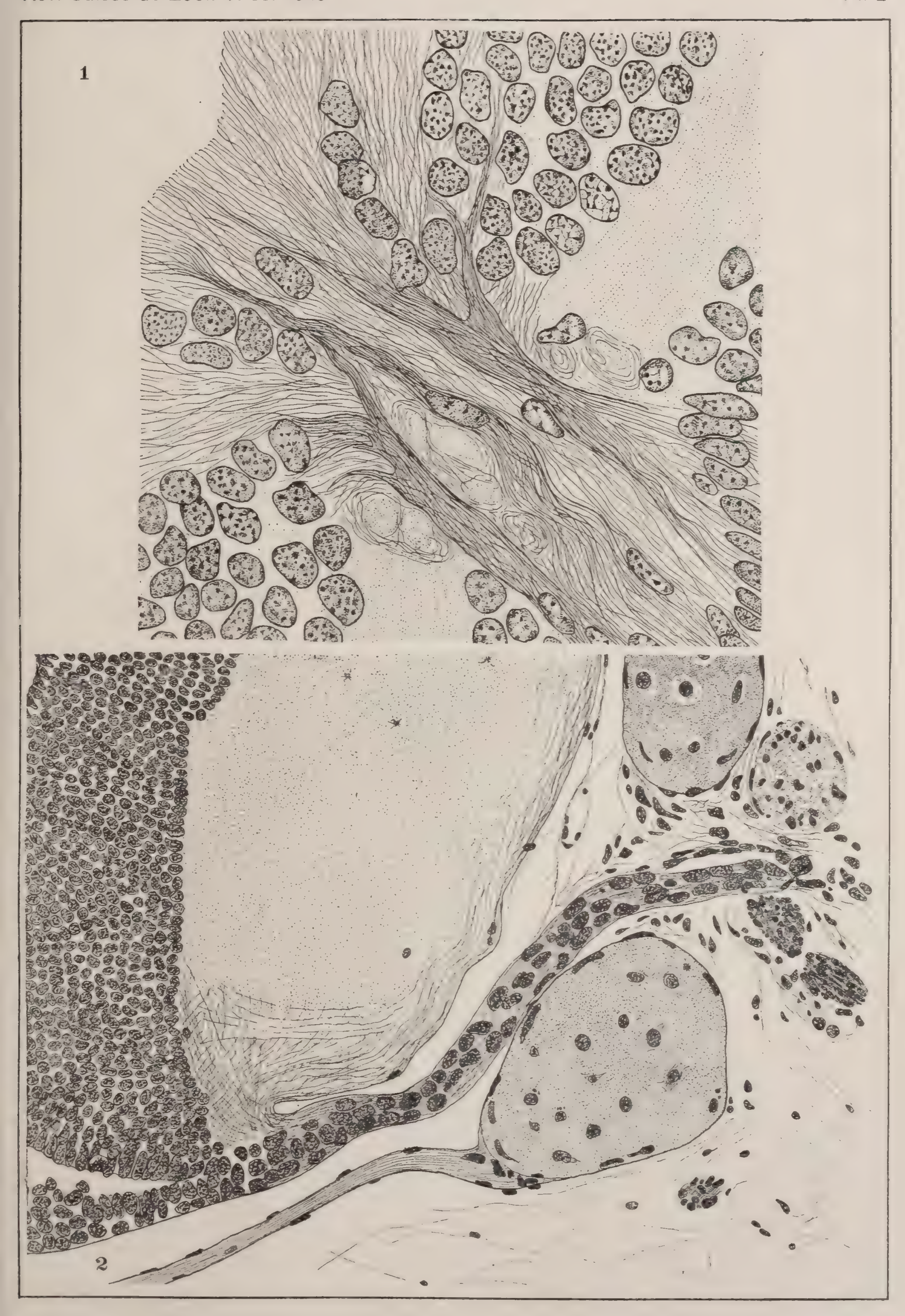
Fig. 9. Dégénérescence du tronçon proximal après 12 jours. Le nerf du côté opéré est en bas. Coupe transversale.
Zenker. Trichromique de Cajal (×60).

Fig. 10. Oeil greffé sur le sommet de la tête après 49 jours. Coupe sagittale.
Zenker. Hémalun. Eosine-Orange (×20).

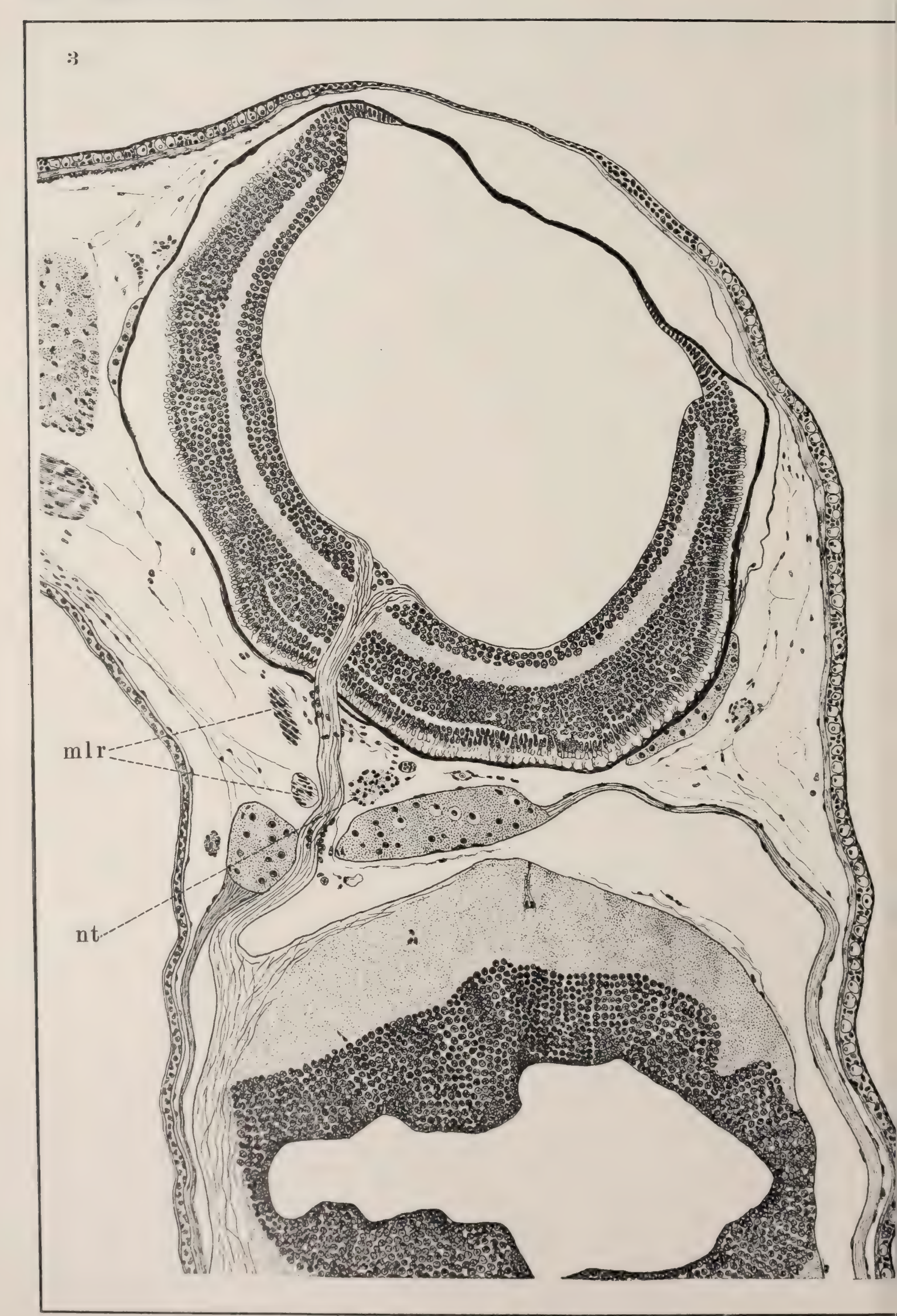
Fig. 11. Oeil greffé sur le sommet de la tête, après 43 jours. Coupe transversale.
Zenker. Hématoxyline au fer, van Gieson (×40).

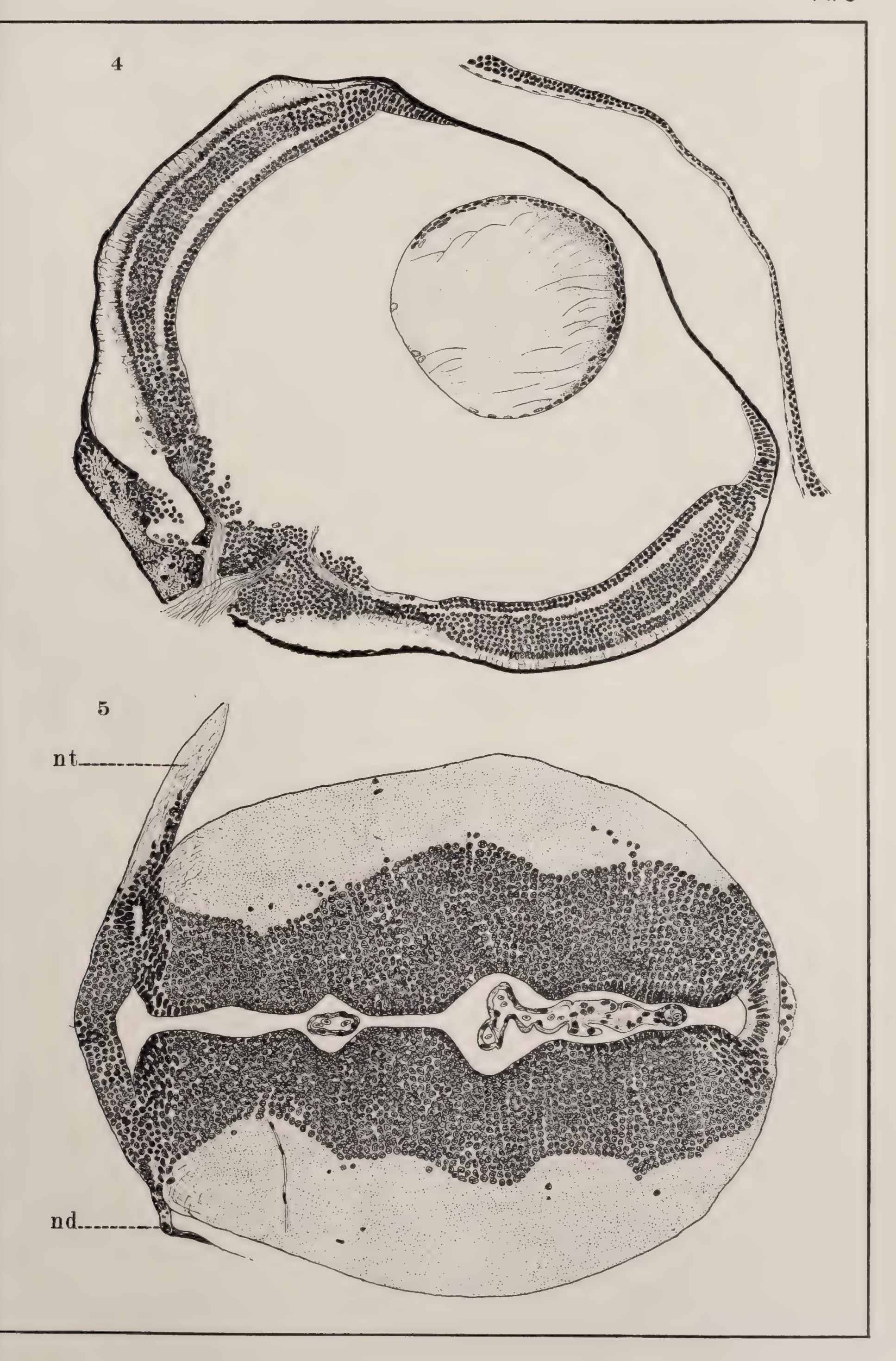
Fig. 12. Id. Le nerf régénéré vu à un plus fort grossissement (×130).

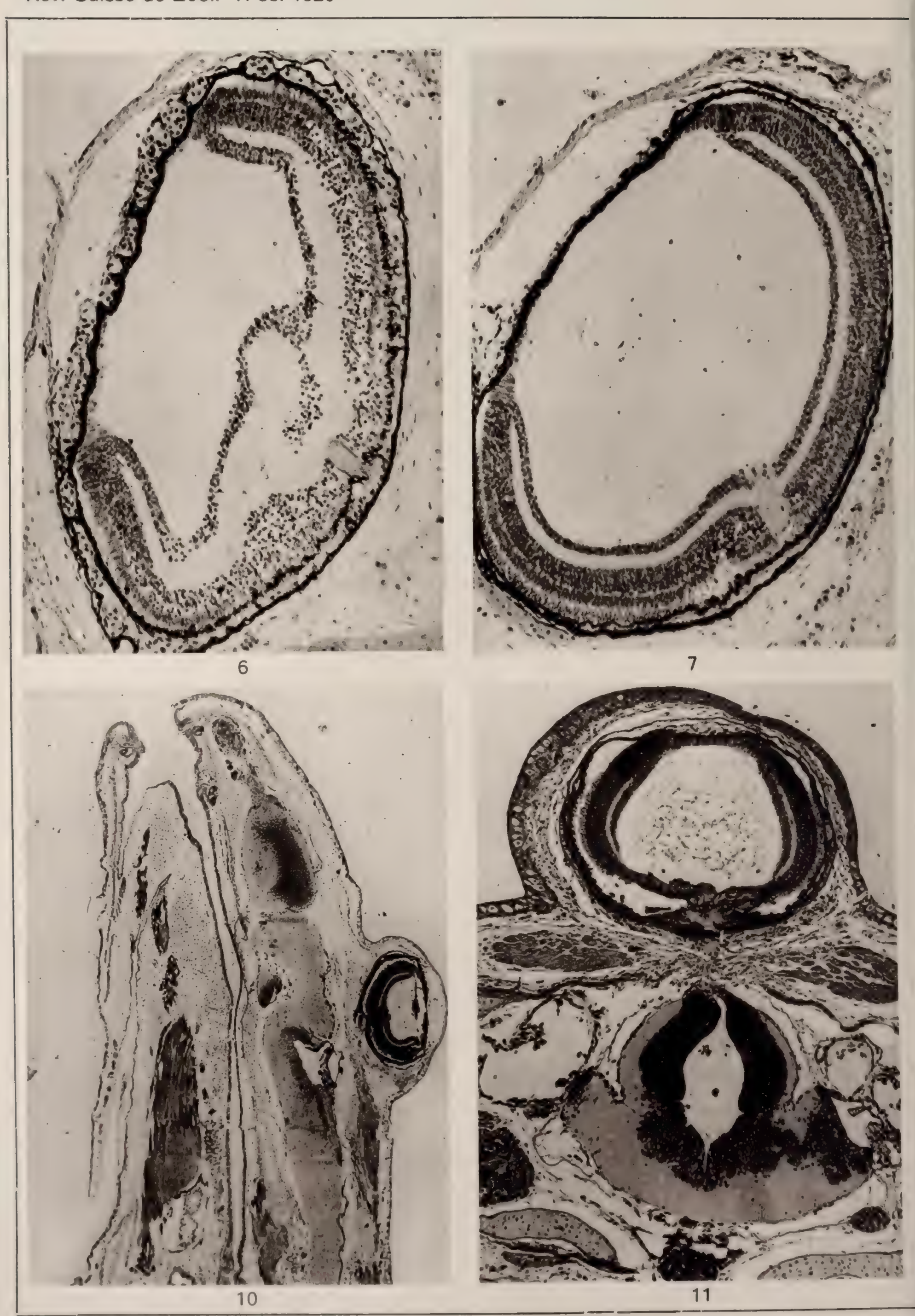
Fig. 13. Anomalie de la rétine. Coupe transversale.
Zenker. Hématoxyline au fer. Trichromique de P. Masson (×80).

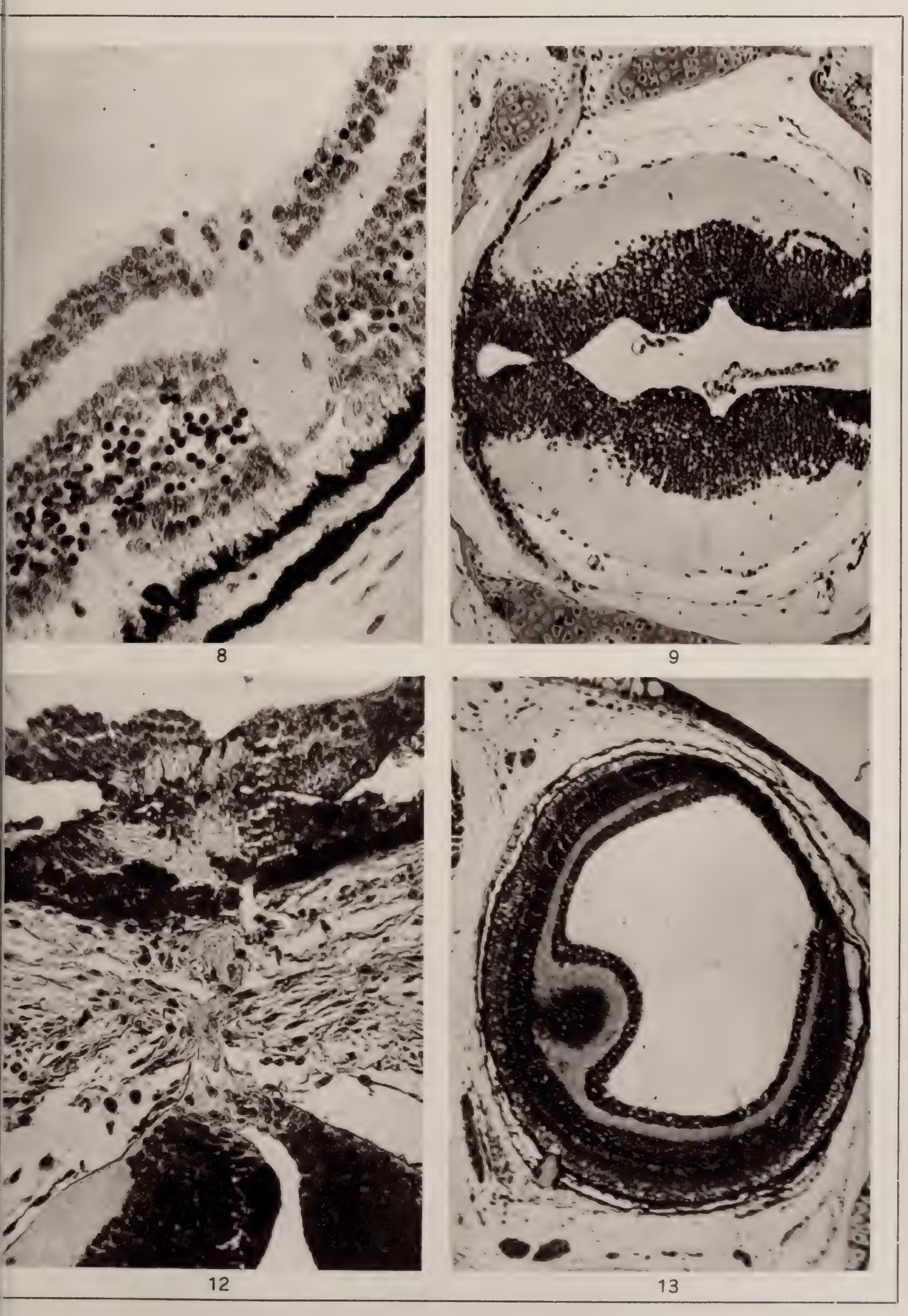


R. Matthey — Greffe


3
mlr
nt


4
5
nt
nd


6
7
10
11



Greffe

Vol. 33, nº 7. — Mai 1926.

RÉSULTATS SCIENTIFIQUES DE LA MISSION ZOOLOGIQUE SUÉDOISE AU KILIMANDJARO, AU MÉROU, ETC. (1905-1906) SOUS LA DIRECTION DU PROF. Dr YNGVE SJÖSTEDT

Araignées du Kilimandjaro et du Mérou

(Suite et fin [1])

par

R. de LESSERT

Avec 13 figures dans le texte.

VI

Lycosidae.

Genre Hippasa Simon 1885.

1. *Hippasa foveifera* Strand 1913.

H. foveifera (♂♀). Strand 1913, p. 424; de Lessert 1915, p. 54, pl. 2, fig. 34 à 36.

Signalé de la région N.-O. du Ruanda, des bords des lacs Kiwu et Albert (Strand), des bords du Lac Victoria (Bukoba) et de Njarugenje (de Lessert).

Habitat : Kibonoto, steppe et zone des cultures (3 ♂, 4 ♀, VIII-XI).

Genre Ocyale Audouin 1825.

1. *Ocyale atalanta* Audouin 1825 (?)

O. atalanta (♀). de Lessert 1925, p. 335, fig. 7 A, B.

Espèce répandue dans presque toute l'Afrique (Simon).

Habitat : Kibonoto, zone des cultures (1 ♀, 3 juv., III).

[1] Cf. Rev. suisse Zool., Vol. 23, pp. 439-533, 1915; Vol. 24, pp. 565-620, 1916; Vol. 27, pp. 99-234, 1919; Vol. 28, pp. 381-442, 1921; Vol. 31, pp. 429-528, 1925.

Genre Lycosa Latreille 1804.

1. *Lycosa raffrayi* Simon 1876.

(Fig. 1.)

L. Raffrayi (♀). Simon 1876, p. 76, pl. 3, fig. 23; de Lessert 1915, p. 55 (? non Strand 1906, p. 94).

L. raffrayi se différencie des nombreuses espèces africaines du genre *Lycosa* par sa région épigastrique testacée, couverte de pubescence blanche, contrastant avec la région ventrale qui est noire.

Cette espèce, dont la taille est variable, est décrite de Zanzibar et signalée de la Somalie anglaise [1], du Pays Galla (Sheikh Husein)[2], de l'Ouganda et du Mt Loroghi (Afr. or. angl.) [3].

Les yeux antérieurs, presque équidistants, en ligne procurvée (une ligne tangente au sommet des latéraux passerait près du centre des médians) forment une ligne nettement plus étroite que la deuxième. Yeux médians antérieurs d'1/4 plus gros que les latéraux, séparés par un intervalle quatre fois plus petit que leur diamètre. Yeux médians postérieurs séparés l'un de l'autre par un intervalle égal à leur rayon et du bord inférieur du bandeau par un intervalle égal à leur diamètre. Yeux postérieurs disposés en trapèze aussi large en avant que long, d'1/5 plus large en arrière qu'en avant. Yeux de la 3me ligne séparés par un intervalle un peu plus de deux fois plus grand que leur diamètre.



Fig. 1.
Lycosa raffrayi Simon ♀.
Epigyne (sous liquide).

Bandeau presqu'aussi long que le diamètre des yeux médians antérieurs.

La forme du septum de l'épigyne est un peu variable; chez un exemplaire de grande taille de Ngare na nyuki, la branche longitudinale est large comme chez le type (Simon 1876, pl. 3, fig. 23). Chez un plus petit individu de la même localité (fig. 1) [4], la plaque de l'épigyne, plus longue que large, atténuée et arrondie en avant,

[1] Cf. Pocock 1896, p. 183.
[2] Cf. Simon 1897, p. 390.
[3] Cf. Berland 1922, p. 81.
[4] Chez cet individu, la pubescence de la base des chélicères est d'un fauve blanchâtre, au lieu de jaune-orangé.

est creusée d'une fossette un peu plus longue que large, divisée par un septum en ⊥, dont la branche transversale postérieure est un peu plus longue que la branche longitudinale, qui est légèrement renflée vers le milieu.

Grand exemplaire, longueur totale, 16mm,5; longueur du céphalothorax, 8mm. Patella + tibia IV = 8mm,5.

Petit exemplaire, longueur totale, 12mm; longueur du céphalothorax, 6mm,2. Patella + tibia IV = 6mm,2.

Habitat : Ngare na nyuki (2 ♀, XI), Kibonoto, zone des cultures (1 ♀, IX).

2. *Lycosa hewitti* forma *minor* Lessert 1915.

(Fig. 2 et 3.)

L. hewitti type et forma *minor* (♀). de LESSERT 1915, p. 56, pl. 3, fig. 63.

L. hewitti se distingue de *L. raffrayi* par la région épigastrique noire, la région ventrale testacée, tachetée de noir, le front, toute la face antérieure des chélicères et la région ventrale revêtues de pubescence rouge-orangé [1].

La forme *minor* se différencie du type par sa taille plus faible et son épigyne, dont la fossette est plus de deux fois plus longue que large (fig. 2).

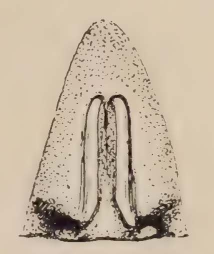


FIG. 2.
Lycosa hewitti minor Lessert ♀.
(exemplaire d'Usumbara). Epigyne.

Longueur totale, 19mm; longueur du céphalothorax, 9mm.

Patella + tibia IV = 8mm,5; protarse IV = 6mm,5.

♂ : Coloration comme chez la ♀.

Yeux antérieurs presque équidistants, en ligne faiblement procurvée (une ligne tangente au sommet des latéraux passerait dans la moitié supérieure des médians), formant une ligne plus étroite que la deuxième. Yeux médians antérieurs d'1/4 plus gros que les latéraux, séparés par un intervalle plus petit que leur rayon. Yeux médians postérieurs séparés l'un de l'autre par un intervalle égal à leur rayon. Yeux postérieurs disposés en

[1] La pubescence de la région ventrale est moins vive que celle des chélicères, surtout chez le ♂.

trapèze aussi large en avant que long, d'1/5 plus large en arrière qu'en avant. Yeux de la troisième ligne séparés par un intervalle plus de deux fois plus grand que leur diamètre.

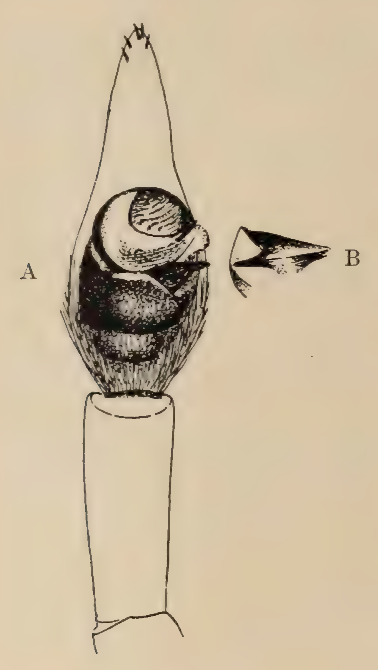


FIG 3.
Lycosa hewitti minor Lessert ♂.
A. Patte-mâchoire gauche vue par dessous.
B. Lamelle caractéristique vue du côté externe.

Bandeau presque aussi long que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Patte-mâchoire (fig. 3 A) fauve, à pubescence blanchâtre. Tibia cylindrique, plus long (d'1/4) que la patella, deux fois plus long que large. Tarse plus long que le tibia, plus de deux fois plus long (3mm) que large, d'1/3 plus large que le tibia dans sa moitié basale, terminé en rostre conique, effilé, un peu plus court que le bulbe et armé d'épines à l'extrémité. Lamelle caractéristique du bulbe, vue du côté externe (fig. 3 B), munie d'une dent conique, aiguë.

Longueur totale, 19mm; longueur du céphalothorax, 10mm.

Patella + tibia IV = 12mm; protarse IV = 11mm.

Habitat: Kiboncto, zone des cultures (2♂, 2♀ adultes et 2 juv.).

Je possède un exemplaire d'Usumbara (Afr. or.).

3. *Lycosa sjöstedti* n. sp.

(Fig. 4 A et B.)

♂: Céphalothorax brun-noirâtre, orné de lignes rayonnantes plus foncées et coupé d'une bande médiane plus claire, assez étroite, régulièrement élargie en avant jusqu'à la région oculaire. Yeux situés sur des taches noires. Pubescence du corps et des pattes formée de poils simples blancs, sauf sur la région oculaire où elle est fauve clair. Chélicères brun-rouge foncé, garnies de longs poils blancs en avant. Pièces buccales, sternum fauves. Pattes-mâchoires fauve

rougeâtre, avec le tarse brun-rouge. Pattes fauve-rougeâtre, rembrunies vers l'extrémité. Abdomen noirâtre, offrant une large zone médiane longitudinale testacée, coupée elle-même d'une bande médiane, formée en avant d'une tache brûnâtre et, dans la moitié postérieure, d'une série de taches subtriangulaires accolées. Région ventrale et filières testacées.

Yeux antérieurs subéquidistants, en ligne procurvée (une ligne tangente au sommet des latéraux passerait par le centre des médians), nettement plus étroite que la deuxième. Yeux médians antérieurs presque deux fois plus gros que les latéraux, séparés par un intervalle quatre fois plus petit que leur diamètre. Yeux médians postérieurs séparés par un intervalle égal à leur rayon. Yeux postérieurs disposés en trapèze aussi large en avant que long, d'1/5 environ plus large en arrière qu'en avant. Yeux de la 3me ligne plus petits que ceux de la 2me ligne, séparés par un intervalle plus de deux fois plus grand que leur diamètre.

Bandeau égal au rayon des yeux médians antérieurs.

Marge postérieure des chélicères pourvue de trois fortes dents subégales.



Fig. 4.
Lycosa sjöstedti n. sp. ♂.
A. Patte-mâchoire gauche vue par dessous.
B. Lamelle caractéristique vue par dessous.

Pattes-mâchoires (fig. 4 A). Tibia à peine plus court en dessus que la patella, légèrement arqué, un peu dilaté en avant, plus long que large, mais non deux fois. Tarse de même longueur environ que patella + tibia, presque deux fois plus long que large, arrondi à la base, terminé en rostre conique presque aussi long que le bulbe, pourvu de quelques épines à l'extrémité. Le bulbe est arrondi et présente à son bord externe, vers le milieu, une apophyse caractéristique noire, recourbée en arrière en forme de griffe, convexe en avant, assez brusquement rétrécie et subaiguë (fig. 4 B). Cette apophyse prend naissance à l'extrémité d'une lame triangulaire translucide, blanchâtre.

Tibias des pattes I armés de 3-3 épines inférieures et de 2 latérales de chaque côté. Protarses I munis de 2-1-2 épines et de 3 latérales de chaque côté.

Longueur totale, $10^{mm},5$; longueur du céphalothorax, $5^{mm},7$. Largeur du céphalothorax, $4^{mm},3$. Patella + tibia IV = $6^{mm},5$.

Habitat : Ngare na nyuki (4 ♂, types, I).

Lycosa sjöstedti se distingue aisément de ses congénères africains par la forme de la lamelle caractéristique du bulbe.

4. *Lycosa hoggi* n. sp. [1]

(Fig. 5.)

♀: Céphalothorax brun-rouge, orné d'une bande marginale et d'une bande médiane élargie en avant plus claires, revêtues de pubescence blanchâtre, passant au fauve clair sur la région oculaire. Chélicères brun foncé, leur base munie en avant de poils serrés fauve-blanchâtre. Pièces buccales brun-noirâtre, Sternum brun-noir. Pattes fauve clair, rembrunies vers l'extrémité; hanches assez fortement teintées de noirâtre, fémurs et tibias vaguement rayés de noirâtre. Pubescence des pattes blanche. Abdomen testacé, tacheté de noirâtre; dans la moitié antérieure, une tache médiane noire, dilatée et tronquée en arrière; dans la moitié postérieure, deux séries longitudinales écartées de tachettes noires, soulignées de blanc, reliées par des lignes transversales arquées, effacées. Pubescence de l'abdomen fauve et noire. Régions ventrale et épigastrique noires. Flancs blancs, revêtus de pubescence blanche [2].

Yeux antérieurs subéquidistants, en ligne procurvée (une ligne tangente au sommet des latéraux passerait par le centre des médians) nettement plus étroite que la deuxième. Yeux médians antérieurs presque deux fois plus gros que les latéraux, séparés par un intervalle quatre fois plus petit que leur diamètre. Yeux médians postérieurs séparés par un intervalle égal à leur rayon. Yeux postérieurs disposés en trapèze aussi large en avant que long, d'1/5 environ plus large en arrière qu'en avant. Yeux de la 3me ligne plus petits que ceux de la 2me ligne, séparés par un intervalle deux fois environ

[1] Dédié à la mémoire de mon regretté collègue H. R. Hogg.

[2] La pubescence du corps et des pattes est formée de poils simples.

plus grand que leur diamètre. Bandeau égal au rayon des yeux médians antérieurs.

Marge postérieure des chélicères pourvue de trois dents robustes, subégales, subcontiguës.

Tibias des pattes I armés de 3-3 épines inférieures et de 2 latérales antérieures; protarses I munis en dessous de 3-1-3 épines et de 2 latérales antérieures.

Epigyne (fig. 5) en plaque subrectangulaire d'1/3 plus large que longue, creusée d'une profonde fossette aussi longue que large en avant, formée d'une région antérieure étroite, à bords latéraux parallèles, divisée par une fine carène et d'une région postérieure plus large, limitée en arrière par un fin rebord marginal peu visible, dilaté et recourbé en avant de chaque côté. La fossette est limitée en avant par un rebord brun-rouge, bombé, lisse, recourbé en arrière de chaque côté.



FIG. 5.
Lycosa hoggi n. sp. ♀.
Epigyne
(sous liquide).

Longueur totale, 14mm; longueur du céphalothorax, 6mm,8.
Largeur du céphalothorax, 5mm. Patella + tibia IV = 6mm,9.
Habitat: Ngare na nyuki (2 ♀, dont le type, XI).

L. hoggi présente beaucoup d'affinités avec *L. cecili* Pocock 1901 [1], dont l'épigyne n'est pas décrit et dont les tibias IV sont tachés de noir en dessous.

5. *Lycosa urbana* (O.-P. Cambridge) 1876 [2].

Cette espèce, très variable, est représentée dans la région du Kilimandjaro par deux sous-espèces:

L. urbana subsp. *meruensis* n. subsp.
(Fig. 6 B et 7 B.)

♀: Diffère de *L. urbana* [3] dont elle présente le faciès par le sternum orné d'une large tache noire dans la moitié postérieure.

[1] Cf. POCOCK 1901, p. 338.
[2] Pour la synonymie Cf. de LESSERT 1915, p. 61.
[3] Du moins du cotype que M. le Rev. O.-P. CAMBRIDGE eût l'obligeance de me communiquer et que j'ai décrit et figuré en 1915 (p. 61, pl. 3, fig. 69, 70, 71, 76, 77, 78). J'ai donné dans ce mémoire la liste des sous-espèces et variétés africaines de *L. urbana*.

Bande médiane claire du céphalothorax resserrée [comme chez *L. ruricola* (de Geer)] en avant de la strie thoracique, puis élargie, formant une tache subrectangulaire, marquée de deux traits noirâtres parallèles, plus ou moins distincts [1]. Bandes submarginales claires moins larges et moins nettes que chez *L. urbana gofensis* (fig. 8), parfois interrompues.

Fémurs annelés de noirâtre [2].

Epines et yeux comme chez le type.

Marge postérieure des chélicères munie de trois dents, dont l'antérieure beaucoup plus petite que les deux autres, à peine visible (ces dents sont subégales chez le coytpe).

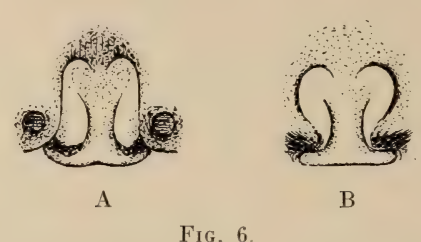


Fig. 6.

A. *L. urbana gofensis* ♀. Epigyne (sous liquide).
B. » » *meruensis* ♀. Epigyne (sous liquide).

Fossette de l'épigyne (fig. 6 B) environ aussi large que longue, limitée en avant et sur les côtés par deux rebords incurvés noirs; branche longitudinale du septum plus courte que la branche transversale postérieure qui est droite et obtusément terminée.

L. urbana meruensis diffère du type (de Lessert 1915, pl. 3, fig. 69) par la forme de la branche postérieure du septum qui est légèrement atténuée aux deux extrémités et procurvée chez *L. urbana.*

Longueur totale, 9^{mm}; longueur du céphalothorax, $4^{mm},5$.

Patella + tibia IV = $4^{mm},2$. Protarse IV = $3^{mm},5$.

♂: Diffère du type par le tibia des pattes-mâchoires un peu moins

[1] Ces traits sont variables dans le groupe de *L. urbana :* parfois ils sont presque effacés, d'autres fois, comme chez le cotype, ils occupent la plus grande partie de la tache subrectangulaire claire qui n'est plus représentée que par une étroite bande médiane et 2 bandes, également étroites, en arrière des yeux latéraux postérieurs.

[2] Il faut sans doute attribuer l'absence d'anneaux chez notre cotype de *L. urbana* à un séjour prolongé (plus de 50 ans) dans l'alcool.

allongé, le tarse relativement plus large, le rostre un peu plus court. Tibia (fig. 7 B) un peu plus long que la patella, deux fois plus long que haut. Tarse (1^{mm},3) environ 1/3 plus long que le tibia, presque deux fois plus long que large, terminé en rostre triangulaire trois fois plus court que l'article. Extrémité du tarse pourvue (comme chez le type) d'une forte griffe recourbée en bas.

Longueur totale, 7^{mm}; longueur du céphalothorax, 4^{mm}.

Patella + tibia IV = 3^{mm},7. Protarse IV = 3^{mm},1.

H a b i t a t : Mérou, forêt des pluies (3000-3500 m.) un très grand nombre d'exemplaires des deux sexes (février).

L. urbana meruensis est très voisin de *L. umtalica* Purcell [1] surtout par la forme de l'épigyne. Il en diffère par le sternum taché de noir. L'épigyne de *L. urbana meruensis* est également de forme très semblable à celui de *L. entebbensis* [2] mais la disposition des yeux, les taches du céphalothorax sont différentes chez ces deux espèces.

L. urbana subsp. *gofensis* (Strand) 1906 (?).

(Fig. 6 A, 7 A, 8.)

(?)*Tarentula urbana gofensis* (♀). Strand 1906[a], p. 685; 1908, p. 50, pl. 2, fig. 20; 1913, p. 432.

♀: Coloration et dessins comme chez *urbana*, mais bande médiane du céphalothorax (fig. 8) comme chez *L. urbana meruensis* et fémurs légèrement annelés de noirâtre.

Epines et yeux comme chez *L. urbana*, sauf la ligne antérieure des yeux qui est aussi large environ que celle des yeux médians postérieurs. Marge postérieure des chélicères munie de trois dents subégales.

Diffère de *L. urbana* par la fossette de l'épigyne plus longue que large, à bords latéraux droits et parallèles et par la branche transversale postérieure du septum qui est plus longue que la branche longitudinale, légèrement procurvée et découpée en avant de chaque côté (fig. 6 A).

Longueur totale, 11^{mm}; longueur du céphalothorax, 5^{mm}.

Patella + tibia IV = 5^{mm}. Protarse IV = 4^{mm},2.

[1] Cf. Purcell 1903, p. 121, pl. 8, fig. 14.

[2] Cf. de Lessert 1915, p. 66, pl. 3, fig. 68, 75.

♂: Tibia des pattes-mâchoires un peu plus long que la patella, deux fois plus long que haut. Tarse ($1^{mm},4$) d'1/3 environ plus long

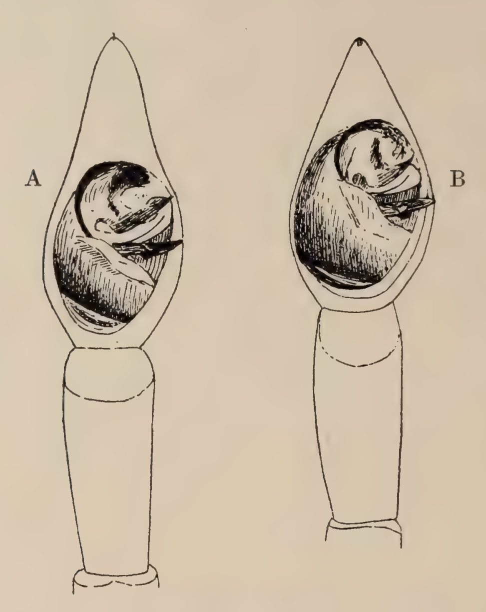


Fig. 7.

A. *L. urbana gofensis* ♂. Patte-mâchoire gauche vue par dessous.
B. » » *meruensis* ♂. Patte-mâchoire gauche vue par dessous.

que le tibia, deux fois plus long que large, terminé en rostre longuement atténué, presque aussi long que la moitié du tarse. Extrémité du tarse pourvue d'une griffe peu visible (fig. 7 A).



Fig. 8.
L. urbana gofensis (Strand) ♀.
Céphalothorax.

Longueur totale, $8^{mm},5$; longueur du céphalothorax, $4^{mm},5$.

Patella + tibia IV = 5^{mm}. Protarse IV = $4^{mm},8$.

Habitat: Kibonoto, zone des cultures. Très nombreux ♂ et ♀ (VIII-X).

L. urbana gofensis paraît très voisin (? synonyme) de *L. o'neili* Purcell[1]. L'épigyne de nos exemplaires est également très semblable à celui de *L. parviguttata* (Strand)[2].

[1] Cf. Purcell 1903, p. 122, pl. 8, fig. 15.
[2] Cf. Strand 1906a, p. 676 ; 1907, p. 335, pl. 8, fig. 30.

6. *Lycosa brevispina* (Kulczynski) 1908 (?).

(Fig. 9.)

(?) *Tarentula brevispina* (♀). Kulczynski 1908, p. 80, pl. 2, fig. 24; *Lycosa brevispina.* de Lessert 1915, p. 67, pl. 3, fig. 61.

♂: Céphalothorax, chélicères brun-noirâtre. Sternum testacé, teinté de noirâtre. Abdomen noirâtre, avec une tache antérieure claire indistincte. Région ventrale testacée, ornée d'une large bande noirâtre effacée. Pattes fauves, annelées de noirâtre (sauf chez un exemplaire). Pubescence du corps fauve et blanche.

Yeux antérieurs en ligne à peine procurvée, à peine plus étroite que la deuxième, les médians à peine plus gros que les latéraux, plus écartés l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle d'1/3 plus petit que leur diamètre. Yeux de la 2me ligne séparés l'un de l'autre par un intervalle un peu plus petit que leur diamètre. Yeux postérieurs disposés en trapèze environ aussi large en avant que long, d'1/4 plus large en arrière qu'en avant. Yeux de la 3me ligne plus petits que ceux de la 2me séparés par un intervalle plus de deux fois plus grand que leur diamètre.

Bandeau aussi long que le diamètre des yeux médians antérieurs.

Marge postérieure des chélicères munie de trois dents.

Patte-mâchoire (fig. 9) brun-rouge. Tibia, vu de profil, un peu plus court en dessus que la patella, d'1/5 plus long que haut. Tarse deux fois plus long que le tibia et deux fois plus long que large à la base, terminé en rostre subtriangulaire obtus, un peu plus court que le bulbe et armé de quelques épines à l'extrémité. Bulbe présentant, vers son milieu, une lamelle caractéristique noire, dirigée un peu obliquement en dehors, détachant à son extrémité une branche triangulaire dirigée obliquement en arrière et en dehors et qui donne à la lamelle caractéristique l'apparence d'une botte pointue, dont la tige est ornée d'un groupe de spinules peu visibles.



Fig. 9. *Lycosa brevispina* (Kulcz.) ♂. Patte-mâchoire gauche vue par dessous.

Tibias I pourvus de 2-2 épines inférieures et de deux épines antérieures apicales.

Longueur totale, $6^{mm},5$; longueur du céphalothorax, $3^{mm},5$.
Patella+tibia IV = 3^{mm}. Protarse IV = $2^{mm},5$.

Habitat: Kibonoto, zone des cultures (3 ♂, 2 ♀, X).

Le ♂ de *L. brevispina* diffère de *L. soror* Simon [1] par la région ventrale non ponctuée de noir, le tarse de la patte-mâchoire d'1/5 plus large que le tibia. *L. brevispina* doit être très voisin (sinon synonyme) de *L. annulipes* L. Koch [2].

Genre Trabaea Simon 1876.

1. *Trabaea heteroculata* Strand 1913.

(Fig. 10.)

T. heteroculata (♀). Strand 1913, p. 456.

♀: Les chélicères sont rayées de noirâtre en avant, le sternum est jaune, orné de taches marginales noirâtres, parfois confluentes. Hanches marquées d'une tachette noire antérieure; fémurs rayés de brun-noir; protarses et tarses IV généralement rembrunis. Région ventrale ornée de deux lignes noires latérales convergeant en arrière. Pubescence formée de poils simples blancs et fauves. Tibias I pourvus de 3-3 longues épines inférieures couchées et d'une épine latérale de chaque côté; protarses I armés de 4-4 longues épines en dessous et d'une épine latérale apicale de chaque côté.

Epigyne (sous liquide, fig. 10 B) en plaque fauve-rouge deux fois environ plus longue que large, arrondie en avant, son bord postérieur échancré, avec l'échancrure marquée de deux traits bruns longitudinaux parallèles; la moitié antérieure de la plaque est ornée de deux réceptacles séminaux écartés, brun-noir.

Longueur totale, 5^{mm}; longueur du céphalothorax, $2^{mm},8$.
Patella + tibia IV = $2^{mm},8$. Protarse = $2^{mm},2$.

♂: Céphalothorax comme chez la ♀, c'est-à-dire, jaune avec une ligne marginale noire et deux bandes médianes brun foncé en arrière des yeux postérieurs. Adbomen brun, orné de deux bandes

[1] Cf. Simon 1889, p. 377. Kulczynski (1908, p. 83) se demande si *L. brevispina* ne serait peut-être pas la ♀ de *L. soror*.

[2] Cf. Koch, L. 1875, p. 77, pl. 7, fig. 4; Strand 1907, p. 321.

latérales noires et d'une tache lancéolée antérieure à peine indiquée. Pattes jaunes, concolores, sauf les hanches, qui sont pourvues, comme chez la ♀, d'une tachette noire.

Yeux antérieurs en ligne beaucoup plus étroite que la deuxième, très fortement procurvée (une ligne tangente au bord supérieur des latéraux serait loin d'atteindre la base des médians), les médians un peu plus petits que les latéraux, plus rapprochés (d'1/3) l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle égal à leur diamètre. Yeux de la deuxième ligne séparés par un intervalle un peu plus grand que leur diamètre. Yeux de la 3me ligne un peu plus petits que les yeux de la 2me ligne, séparés par un intervalle quatre fois plus large que leur diamètre. Yeux postérieurs formant un trapèze un peu plus large en arrière qu'en avant, environ aussi large en avant que long, aussi large que la région céphalique en arrière. Bandeau incliné en arrière, aussi long que le diamètre des yeux latéraux antérieurs.

Epines comme chez la ♀.

Pattes-mâchoires (fig. 10 A) noirâtres. Tibia un peu plus long en dessus que la patella, deux fois plus long que haut ; tarse plus long que le tibia, ovale allongé, deux fois plus long que large, arrondi et muni de crins spiniformes serrés à l'extrémité. Rostre deux fois plus court que le bulbe. Ce dernier organe est muni en avant, du côté externe, de trois apophyses très rapprochées ; l'interne brun-rouge, coudée en bas, obtuse, la médiane (? stylus) noire, un peu arquée, dirigée en avant, très effilée à l'extrémité, l'externe (? conducteur) testacée, arrondie en avant.



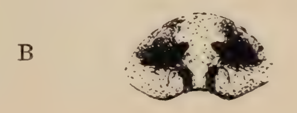


Fig. 10.
Trabaea heteroculata Strand.
A. ♂. Patte-mâchoire gauche vue du côté interne.
B. ♀. Epigyne (sous liquide).

Longueur totale, 5mm,2 ; longueur du céphalothorax, 2mm,6. Patella + tibia = 2mm,6. Protarse IV = 2mm,1.

Habitat: Kiboscho, 3000 m. (1 ♂, 5 ♀, II).

On connaît actuellement sept espèces africaines du genre *Trabaea: T. bidentigera* Strand 1906 (Ethiopie), *T. heteroculata* Strand 1913 (Ruanda), *T. lineata* Purcell 1903 (Colonie du Cap), *T. nigriceps* Purcell (Afr. austr.), *T. paradoxa* Simon 1876 (Algérie), *T. unicolor* Purcell (Afr. austr.), *T. varia* Purcell 1903 (Afr. austr.).

T. heteroculata (assez voisine de *T. varia* Purc.), présente une livrée différente de celle de *T. paradoxa* Simon, *lineata*, *nigriceps unicolor* Purcell.

Il diffère de *T. bidentigera* par le nombre des dents de la marge inférieure des chélicères.

Genre Pardosa C. L. Koch 1848.

1. *Pardosa injucunda* (O.-P. Cambridge) 1876.

Lycosa injucunda (♂♀). Cambridge 1876, p. 605, pl. 60, fig. 15; *Pardosa injucunda*. de Lessert 1915, p. 69, pl. 3, fig. 86, 87, 89.

Basse-Egypte, Soudan égyptien, région du lac Victoria.

Habitat: Kibonoto, zone des cultures (17 ♀, V-VIII).

2. *Pardosa proximella* (Strand) 1906.

Lycosa proximella (♂♀). Strand 1906[a], p. 678; 1907, p. 359, pl. 8, fig. 4, 5; *Pardosa proximella*. de Lessert 1915, p. 72, pl. 3, fig. 90, 91.

Abyssinie, Afrique centrale.

Habitat: Kibonoto, zone des cultures (1 ♂, 9 ♀, V, VIII, X).

Les *Pardosa injucunda* (O.-P. Cambridge) 1876, *micheli* et *potteri* Simon 1901 [1], *naevioides* (Strand) 1916 [2], *proximella* (Strand) 1906, *lycosina* Purcell 1903 [3] ne sont peut-être que des sous-espèces de *P. naevia* (L. Koch) 1875.

3. *Pardosa karagonis* (Strand) 1913.

(Fig. 11.)

Lycosa karagonis (♂♀). Strand 1913, p. 459.

♀: Trois caractères sont assez variables chez cette espèce: la coloration du sternum [4], celle de l'abdomen et la forme de la tache

[1] Simon 1901, p. 25 (Ethiopie).
[2] Strand 1916, p. 104 (Afr. S.-Occ.).
[3] Purcell 1903, p. 134, pl. 8, fig. 21 (Colonie du Cap).
[4] La coloration du sternum n'a pas, chez les *Pardosa*, l'importance que lui ont attribuée certains auteurs. Elle est en tout cas trop variable pour permettre à elle seule de distinguer les espèces, dont les meilleurs caractères sont la forme des organes génitaux externes.

brune qui orne la région antérieure, élargie, de la bande médiane claire du céphalothorax.

Le sternum est jaune, orné d'une tache noire médiane et, de chaque côté, de trois points noirs plus ou moins distincts. La tache médiane, de forme et de grandeur variables, envahit, chez la plupart des individus, la surface totale du sternum, qui est alors entièrement noire.

L'abdomen présente souvent une bande médiane claire ornée d'une tache lancéolée brun-rouge, liserée de noir, effilée en arrière comme chez *Pardosa rugegensis* (Cf. de Lessert 1915, pl. 3, fig. 74). Chez d'autres exemplaires, la tache lancéolée est moins distincte, tronquée en arrière et suivie de trois ou quatre accents récurvés clairs, marqués d'un point blanc à chaque extrémité (fig. 11 A).

La région antérieure de la bande médiane jaune du céphalothorax présente généralement deux petites taches rapprochées et

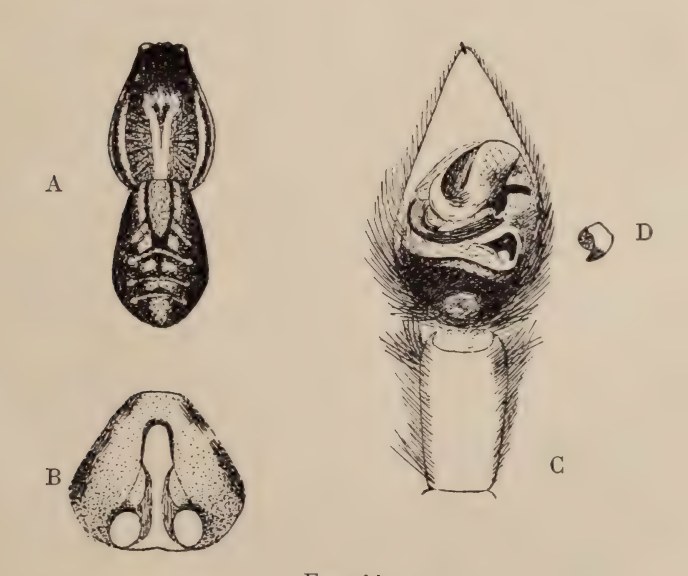


Fig. 11.

Pardosa karagonis (Strand).

A. ♀. Corps vu par dessus.
B. ♀. Epigyne (sous liquide).
C. ♂. Patte-mâchoire gauche vue par dessous.
D. ♂. Lamelle caractéristique du bulbe vue du côté externe.

reliées chacune à la strie thoracique par une ligne brune, mais ce n'est pas toujours le cas, car ces taches peuvent être isolées ou fractionnées.

Epigyne (sous liquide, fig. 11 B) en forme de plaque irrégulièrement hexagonale, environ aussi longue que large, presque entièrement divisée par une fossette longitudinale, étroite et arrondie en avant, dilatée en arrière et divisée dans le 1/3 postérieur par un large septum en deux fossettes ovales ou presque rondes. La fossette est d'1/3 environ plus longue (0^{mm},33) que large en arrière (0^{mm},23).

Longueur totale, 5 à 6^{mm},5; longueur du céphalothorax, 3^{mm}.

♂: Sternum très généralement entièrement noir. Les fémur et tibia des pattes-mâchoires sont généralement jaunes, plus ou moins tachés de noir; les tibia et tarse sont noirs, mais le tibia est souvent un peu éclairci. Tibia à peine plus long en dessus que la patella, cylindrique, presque deux fois plus long que large, revêtu en avant, de chaque côté, de crins noirs serrés et divergents. Tarse muni de crins noirs plus longs sur le bord interne que sur l'externe, à peine plus long que patella + tibia, presque deux fois aussi long que large, ovale, régulièrement atténué en avant en rostre triangulaire, deux fois plus court que le bulbe, pourvu d'une griffe à l'extrémité (fig. 11 C). Le bulbe qui est du même type que chez *P. injucunda* (Cb.) et *proximella* (Strand) (Cf. de LESSERT 1915, pl. 3, fig. 86, 90, 91), présente un lobe antérieur légèrement convexe. Ce lobe offre à son bord externe un processus noir, arqué (? conducteur), muni d'un petit crochet à sa base. La lamelle caractéristique noire, qui est située près de l'extrémité libre d'un stylus en lanière, est dirigée en dehors, recourbée perpendiculairement en arrière, puis en bas en crochet subaigu (fig. 11 C et D).

Longueur totale, 4,5 à 5^{mm}; longueur du céphalothorax, $2^{mm}8$.

Habitat: Un très grand nombre d'exemplaires des deux sexes de Kiboscho, 3000 à 4000 m. (II).

Cette espèce est signalée par STRAND (1913, p. 461) de nombreuses localités du Ruanda, où elle fut capturée pendant l'expédition du Duc de Mecklembourg.

J'ai moi-même reçu de cette région, en même temps que *P. karagonis*, des exemplaires que je rattache à *P. pseudokaragonis* (Strand) 1913. Les femelles diffèrent de *P. karagonis* par le sternum divisé par une bande longitudinale noire plus étroite et par la fossette de l'épigyne plus longue, atteignant le bord antérieur de la plaque,

plus de deux fois plus longue que large en arrière. Le ♂ est remarquable par le tarse des pattes-mâchoires noir, tranchant sur les autres articles qui sont jaunes.

Pardosa karagonis (Strand) var. *nivicola* n. var.

Diffère du type par sa taille un peu plus grande et sa coloration plus obscure.

♀: Céphalothorax brun foncé, les parties claires réduites à une tache allongée autour de la strie thoracique et deux lignes submarginales jaune foncé atteignant le bandeau qui est également jaune foncé. Abdomen brun foncé avec des vestiges d'une bande lancéolée antérieure. Chélicères noires, tachées de jaune, sternum noir. Pattes brun-noir, les hanches éclaircies, les fémurs ornés de taches claires indistinctes, les protarses et tarses brun-rouge. Pubescence frottée.

La longueur de la fossette de l'épigyne est de $0^{mm},42$, sa largeur au bord postérieur de $0^{mm},32$.

Longueur totale, 7^{mm}; longueur du céphalothorax, $3^{mm},8$.

Patella + tibia IV = $4^{mm},5$.

Habitat: Kiboscho, 5500 m. près de la neige (2 ♂ subad, 1 ♀, type de la variété, 17. II. 1906).

Cette variété de *P. karagonis* présente un intérêt tout particulier par l'altitude à laquelle elle a été capturée (5500 m.) et qui paraît former la limite supérieure de la faune aptère du Kilimandjaro [1].

4. *Pardosa rugegensis* (Strand) 1913.

Lycosa rugegensis (♀). Strand 1913, p. 462; *Pardosa rugegensis*. de Lessert 1915, p. 76, pl. 3, fig. 67, 74.

Afrique orientale.

Habitat: Kibonoto, zone des cultures (1 ♀, X).

5. *Pardosa inopina* (Cb.) subsp. *clavipalpis* Purcell 1903.

(Fig. 12 B.)

Lycosa inopina (♂♀). Cambridge 1876, p. 607, pl. 60, fig. 16.
Pardosa clavipalpis (♂♀). Purcell 1903, p. 137, pl. 8, fig. 25.

♀: Le céphalothorax brun-noirâtre, est orné d'une bande médiane assez large et de deux bandes submarginales jaunes, indistinctes.

[1] M. le Prof. Sjöstedt m'écrit n'avoir capturé à cette altitude que deux espèces d'Invertébrés: *Pardosa karagonis nivicola* et *Mesira annulicornis* (Collembole).

Sternum noirâtre, fémurs et tibias des pattes vaguement annelés de noirâtre en dessus. Région ventrale testacée.

La plaque de l'épigyne est mal définie, ainsi que la région antérieure de la fossette; celle-ci est d'1/3 moins large en avant que longue, fortement rétrécie en arrière, limitée de chaque côté par un trait brun en forme de ? donnant à la fossette une apparence cordiforme. Le septum longitudinal est peu visible en avant, mieux marqué dans la partie rétrécie de la fossette (qu'il remplit presque entièrement), puis brusquement dilaté en ⊥ au bord postérieur (fig. 12 B).



Fig. 12.

A. *P. inopina* (Cb.) ♀. Epigyne d'un cotype (sous liquide).
B. *P. inopina clavipalpis* Purc. Epigyne (sous liquide).

L'épigyne de *P. clavipalpis* diffère de celui de *P. inopina* (Cb.) (fig. 12 A) [1] par sa fossette un peu plus allongée, les bords latéraux plus arqués, la forme du septum.

Longueur totale, 5^{mm}; longueur du céphalothorax, 2^{mm},5.

Habitat: Kibonoto, zone des cultures (2 ♀, IX).

P. inopina est connu de Palestine et d'Egypte, *P. clavipalpis* de la Colonie du Cap.

Genre *Proevippa* Purcell 1903.

Genre très voisin d'*Evippa* Simon 1882, dont il diffère principalement par la pubescence formée de poils plumeux.

1. *Proevippa strandi* n. sp.

(Fig. 13.)

♀: Céphalothorax (fig. 13 A) brun foncé, orné d'une bande médiane claire, renflée au niveau de la strie thoracique et, de chaque

[1] M. le Rev. O. P. Cambridge avait bien voulu, il y a quelques années, me donner un cotype ♂ et ♀ de *P. inopina* d'Egypte. C'est l'épigyne de la ♀ que je figure ici.

côté, de quatre tachettes submarginales claires, indistinctes. Chélicères brun foncé. Pièces buccales, sternum jaunes, teintés de noirâtre. Pattes-mâchoires jaunes, annelées de noir. Hanches des pattes jaunes, fémurs jaunes, tachés de noir, patellas, tibias et protarses noirâtres, tarses jaunes. Abdomen noir, orné de dessins testacés; dans la moitié antérieure, une tache en ∩; vers le milieu, deux taches submarginales largement écartées; dans la moitié postérieure, trois taches transversales plus ou moins procurvées, dont l'antérieure la plus large. Région ventrale testacée.

La pubescence est formée de poils plumeux, sauf sur le sternum et la région ventrale où ces poils sont simples et épais [1]. Pubescence du céphalothorax et de l'abdomen blanche et fauve, celle du sternum, des pattes et de la région ventrale blanche. Quelques poils blancs plus longs, dirigés en avant, au-dessus des yeux de la 2me ligne.

Front et face antérieure des chélicères garnis de longs crins noirs dirigés en avant.

Région thoracique du céphalothorax, vue de profil (fig. 13 C), convexe, divisée en deux parties par un sillon longitudinal parallèle à la strie thoracique. Région céphalique légèrement inclinée en avant, un peu surélevée et presque plane sur l'aire oculaire [2]. Labium plus large que long, n'atteignant pas le milieu des lames maxillaires.

Yeux antérieurs en ligne procurvée (une ligne tangente au bord supérieur des latéraux passerait par le centre des médians), les médians deux fois plus gros que les latéraux, plus écartés (d'1/3) l'un de l'autre que des latéraux, séparés par un intervalle un peu plus petit (d'1/4) que leur diamètre. Yeux de la 2me ligne occupant un espace transversal plus large que la ligne des yeux antérieurs, séparés par un intervalle égal à leur diamètre. Yeux postérieurs à peine plus petits que les yeux de la 2me ligne, séparés par un intervalle deux fois plus grand que leur diamètre, formant, avec les yeux de la 2me ligne un trapèze à peine plus large en arrière qu'en avant et aussi long que large en avant.

Bandeau incliné en arrière, un peu plus long que le diamètre des yeux médians antérieurs.

[1] Comme chez *E. africana* Strand.

[2] Le genre *Evippa* Simon m'est inconnu en nature, mais à en juger par la figure de Cambridge (1870, pl. 50, fig. 3*e*) qui représente *E. praelongipes*, la partie céphalique est un peu plus convexe chez cette espèce que chez *P. strandi*.

Marge postérieure des chélicères armée de deux dents triangulaires subégales.

Tibias I des pattes pourvus de 6-6 épines inférieures inclinées, assez longues; protarses I munis de 4-1-4 épines en dessous. Tarses garnis en dessous de deux séries de spinules et coupés à l'extrémité d'une fausse articulation: les deux griffes supérieures présentent six dents.

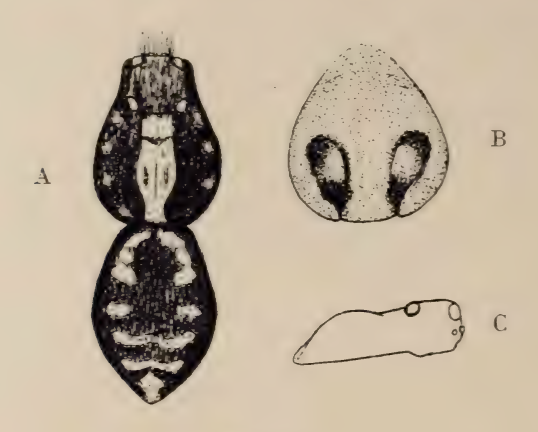


FIG. 13.

Proevippa strandi n. sp. ♀.

A. Corps vu par dessus.
B. Epigyne (sous liquide).
C. Céphalothorax vu de profil.

Epigyne (sous liquide, fig. 13 B) en plaque fauve-rouge ovoïde à peine plus longue que large, creusée d'une dépression arrondie et lisse. La moitié postérieure de la plaque est munie de deux fossettes étroites, divergeant en avant, séparées par un septum mal défini, beaucoup plus large que les fossettes, un peu dilaté en arrière. Les fossettes sont tachées de brun-noir.

Longueur totale, $7^{mm},5$: longueur du céphalothorax, $3^{mm},8$. Patella + tibia IV = $5^{mm},3$ = protarse IV.

Habitat: Ngare na nyuki (9 ♀, dont le type, XI).

P. strandi diffère de *P. lightfooti* Purcell 1903 de la Colonie du Cap [1], seule espèce connue du genre, par sa coloration, le nombre des épines des pattes; il présente beaucoup d'affinités avec *Evippa*

[1] Cf. PURCELL 1903, p. 111, pl. 8, fig. 3.

africana, dont Strand [1] ne décrit pas la forme des poils qui recouvrent la région supérieure du corps et dont l'épigyne paraît assez différent.

Le genre *Evippa* Simon 1882 est représenté en Afrique par les espèces suivantes: *E. africana* Strand 1906 (Ethiopie), *E. arenaria* (Audouin) 1825 (N. de l'Afrique), *E. brevipes* Strand 1906 (Tunisie), *E. cristata* Simon 1910 (Petit Namaqualand), *E. praelongipes* (Cambridge) 1870 (Sinaï), *E. squamulata* Simon 1898 (Afr. austr.), *E. ungulata* (Cambridge) 1876 (Egypte, Yemen, Somalie).

On connaît deux genres voisins d'*Evippa*: *Evipella* Strand 1906 (type et seule espèce *E. typica* Strand) dont les tarses ne présentent pas de fausses articulations et *Pseudevippa* Simon 1910 (*P. cana* Simon 1910), qui diffère d'*Evippa* par la marge postérieure des chélicères munie de trois dents, les tibias antérieurs pourvus de 3-3 épines inférieures.

[1] Strand 1907, p. 365, pl. 8, fig. 10.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1922. Berland, L. *Araignées.* Ex: *Voyage de M. le Baron Maurice de Rothschild en Ethiopie et en Afrique orientale anglaise (1904-1905)*, pp. 43-90, 27 fig. et 5 pls. Paris.

1870. Cambridge, O. P. *Notes on a Collection of Arachnida made by J. K. Lord, Esq., in the Peninsula of Sinai and on the African borders of the Red Sea.* Proc. zool. Soc. London, 1870, pp. 818-823, pl. 50.

1876. — *Catalogue of a Collection of Spiders made in Egypt, with Descriptions of new Species and Characters of a new Genus.* Proc. zool. Soc. London, 1876, pp. 541-630, pl. 58-60.

1875. Koch, L. *Aegyptische und Abyssinische Arachniden, gesammelt von Herrn C. Jickeli, beschrieben und abgebildet von Dr. L. Koch.* Nürnberg.

1908. Kulczynski, Vl. *Fragmenta arachnologica* (VI). X. *Araneae nonnullae in Cypro insulâ et in Palaestinâ a Cel. Prof. Dre G. Cecconi lectae.* Bull. Acad. Sc. Cracovie, Cl. Sc. math. et nat., 1908, pp. 49-86, pl. 2.

1915. Lessert (de), R. *Arachnides de l'Ouganda et de l'Afrique orientale allemande.* Ex: *Voyage du Dr J. Carl dans la région des Lacs de l'Afrique centrale.* Rev. suisse Zool., Vol. 23, pp. 1-89, pl. 1-3, 1 fig.

1925. — *Araignées du Sud de l'Afrique* (*suite*). Rev. suisse Zool., Vol. 32, pp. 323-365, 18 fig.

1896. Pocock, R. I. *Report upon the Scorpions, Spiders, Centipedes, and Millipedes obtained by Mr. and Mrs E. Lort Phillips in the Goolis Mountains inland of Berbera, N. Somaliland.* Ann. Mag. nat. Hist., (6) Vol. 18, pp. 178-189, pl. 11.

1898. — *The Arachnida from the Regions of Lakes Nyasa and Tanganyika contained in the Collection of the British Museum.* Ann. Mag. nat. Hist., (7) Vol. 2, pp. 429-448, pl. 13.

1901. — *Diagnoses of some new Species of Spiders from Mashonaland.* Ann. Mag. nat. Hist., (7) Vol. 7, pp. 337-340.

1903. Purcell, W. F. *New South African Spiders of the Families Migidae, Ctenizidae, Barychelidae, Dipluridae and Lycosidae.* Ann., South African Museum, Vol. 3, P. 4, pp. 69-142, pl. 8 et figg.

1876. Simon, E. *Etudes arachnologiques*, 4me mém. VII. *Revision des espèces européennes du groupe de la Lycosa tarentula Rossi.* Ann. Soc. ent. France (5), Vol. 6, pp. 57-91, pl. 3.

1889. — *Arachnidae transcaspicae ab ill. Dr. G. Radde, Dr. A. Walter et A. Conchin inventae (annis 1886-1887).* Verh. K. K. Zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 39, pp. 373-386.

1897. *Araneae* (Appendix B.) Ex: Donaldson Smith, A., *Through unknown African countries, the first expedition from Somaliland to lake Rudolf*, pp. 386-391. London, New-York.

1901. — *Etude sur les Arachnides recueillis au cours de la mission de Bonchamps à travers l'Ethiopie, de Djibouti au Nil Blanc (1897-1898).* Ann. Soc. ent. France, Vol. 70 (1901-1902), pp. 18-26.

1906. Strand, E. *Tropisch-afrikanische Spinnen des Kgl. Naturalien-Kabinetts in Stuttgart.* Jahresh. Ver. Naturk. Württemberg, Jhg. 62, pp. 13-103, 3 figg.

1906[a]. — *Diagnosen nordafrikanischer, hauptsächlich von Carlo Freiherr von Erlanger gesammelter Spinnen.* Zool. Anz., Bd. 30, pp. 604-637, 655-690 (p. 680, Anhang I. *Diagnosen neuer, von Oscar Neumann in Süd-Aethiopien gesammelter Spinnen*; p. 687, Anhang II, *Diagnosen fünf neuer tropisch-afrikanischer Spinnen.*)

1907. — *Nordafrikanische, hauptsächlich von Carlo Freiherr von Erlanger gesammelte Lycosiden.* Arch. Naturg., Jhg. 73, Bd. 1, Hft. 3, pp. 291-376, pl. 8.

1908. — *Verzeichnis der von Oscar Neumann in Süd-Aethiopien gesammelten Spinnen.* Arch. Naturg., Jhg. 74, Bd. 1, Hft. 1, pp. 13-66, pl. 2, fig. 1 à 27.

1913. — *Arachnida.* I. Ex: *Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Zentral-Afrika-Expedition 1907-1908 unter Führung Adolf Friedrichs, Herzogs zu Mecklenburg*, Bd. 4, Zoologie II, Lief. 11, pp. 325-474. Leipzig.

1916. — *Zehn neue aethiopische Lycosiden nebst Bemerkungen über einige weitere exotische Araneae.* Jahrb. Nass. Ver. Naturk., Jhg. 69, pp. 98-118.

Vol. 33, nº 8. — Juin 1926.

COMMUNICATION FAITE A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE, TENUE A NEUCHATEL LES 10 ET 11 AVRIL 1926.

Ueber die Vermännlichung indifferenter Bonellia-Larven durch Bonellia-Extrakte

von

F. BALTZER

Bern.

Hiezu 6 Textfiguren.

(Mit Unterstützung der Theodor-Kocherstiftung in Bern und der zoologischen Station zu Neapel).

An unseren beiden letzten Jahresversammlungen hatte ich Gelegenheit, Ihnen einige Ergebnisse aus Untersuchungen über *Bonellia* mitzuteilen[1], die nach zwei Richtungen gingen. Einmal waren es Beobachtungen über die Entwicklung des *Bonellia*-Männchens, zweitens Versuche über die Wirkung von Extraktstoffen aus *Bonellia*-Geweben auf verschiedene Tierarten. In der ersten Richtung hatte sich ergeben, dass wir das *Bonellia*-Männchen als eine neotenische Form, als geschlechtsreif gewordenes Entwicklungsstadium betrachten müssen, in der zweiten, dass die äusseren Hautschichten des weiblichen *Bonellia*-Körpers und seines Rüssels « giftige » Substanzen enthalten, die möglicherweise bei der Geschlechtsbestimmung der Bonellienlarve eine Rolle spielen.

In den letzten Herbstferien konnte ich die Untersuchungen in Neapel fortsetzen und einige entscheidende Extraktversuche anstellen.

Die indifferenten schwärmenden Larven der *Bonellia viridis* können bekanntlich zwei Wege der Entwicklung einschlagen.

[1] Vergl. BALTZER, 1925, Revue Suisse de Zool. Vol. 32, S. 87-93 und (ausführlicher) 1925 *a*, Pubbl. staz. Napoli, 6, S. 223-286.

Entweder: sie setzen sich an den Rüssel eines erwachsenen Weibchens ihrer Art an, parasitieren hier während etwa drei Tagen (« festsitzendes parasitisches Rüsselstadium »), werden dann wieder beweglich, kriechen am Rüssel hin und differenzieren sich nun in wenigen Tagen zu fertigen Männchen aus. Gleichzeitig wandern sie nach einem vorübergehenden Aufenthalt in der Pharynxgegend in den Uterus ihrer Wirtin hinein, zu dauerndem Aufenthalt. Die parasitische Periode am Rüssel eines Weibchens[1] ist entscheidend für die Bestimmung der Larve in männlicher Richtung. Sie ist, wenn sie ihren Parasitismus vollendet hat und wieder beweglich geworden ist, männlich bestimmt.

Oder: Die Larven leben verschieden lange Zeit frei und indifferent, sinken dann zu Boden und werden weiblich, was schon mit der Lupe an der Vergrösserung des Vorderabschnitts des Larvenkörpers zum Rüsselchen und an der Bildung einer geräumigen Leibeshöhle und damit verbundener Blähung des Rumpfes zu erkennen ist.

1. Die vermännlichende Wirkung von Extrakten aus weiblichen Rüsselgeweben bei indifferenten Larven. *(Bonellia viridis)*

Es war die Frage, wie wirkt der männlich bestimmende Parasitismus am weiblichen Rüssel ? Nimmt die festsitzende Larve, wie zu vermuten ist, Stoffe aus der Rüsselunterlage auf ? Diese Frage muss dann bejaht werden, wenn Rüsselextrakte indifferente Larven zu männlicher Differenzierung anregen können. Dass dies der Fall ist, zeigen die folgenden Resultate.

Es wurden Rüsselstücke während 24 Stunden vollständig getrocknet. Dann wurde zu diesem natürlich toten Material reines Seewasser zugesetzt, einige Zeit (meistens etwa eine Stunde) stehen gelassen und darauf das Wasser mit einer feinen Pipette abgehoben. Dass bei diesem Vorgehen Gewebsstoffe im Wasser gelöst werden, kann man schon daran erkennen, dass der grüne Rüsselfarbstoff teilweise in Lösung geht. In dieses Extraktwasser wurden indiffe-

[1] Embryonale Weibchen wirken nicht männlich bestimmend. Die indifferenten Larven setzen sich an ihren Rüsseln nicht fest.

rente Larven eingesetzt. Als Kontrolle dienten gleich viele Larven gleicher Herkunft in einer gleichen Menge reinen Seewassers. Diese Kontrolltiere — sei gleich vorweg genommen, wurden während der Dauer der Extraktversuche nicht oder nur in verschwindendem Prozentsatz vermännlicht.

Die männliche Differenzierung, die bei den « Rüsselextrakt-Larven » zu beobachten ist, geht wesentlich langsamer vor sich als am lebenden Rüssel. Ausserdem ist sie zwar typisch, aber nicht

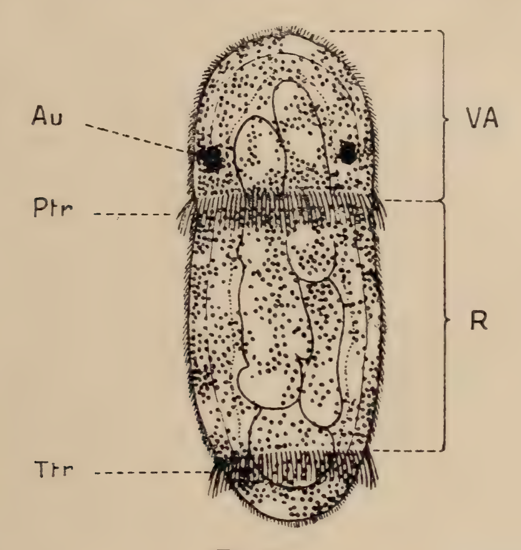


FIG. 1.
Bonellia viridis. Indifferente Larve. Vergr. × 70. (Nach SPENGEL 1879); Mitteil. Zool. Stat. Neapel. Bd. 1.

vollständig. Sie führt nicht bis zu fertigen Männchen, sondern macht vorher Halt. Wir müssen, um sie beurteilen zu können, zunächst die normale männliche Differenzierung der am lebenden Rüssel parasitierenden Larve betrachten [1].

Am auffallendsten und äusserlich leicht ichtbar verändert sich der Vorderabschnitt (das Prostomium) der Larve. Er ist (Fig. 1, *VA*) bei der indifferenten Larve nur wenig kürzer als der Rumpf (*R*), von dem ihn der präorale Wimperkranz (*Ptr*) abgrenzt. Wesentlich

[1] Vergl. dazu die schematische Darstellung der männlichen Differenzierung in 1925 *a*, S. 239, Fig. F.

ist die Pigmentierung. Der Vorderabschnitt der indifferenten Larve ist wie der übrige Körper dorsal und ventral durch sehr zahlreiche grüne, in der Epidermis liegende Tröpfchen pigmentiert. Er besitzt ausserdem zwei Augenflecke (*Au*) von bräunlichem Pigment. Textfigur 1 (nach SPENGEL) lässt das Gesagte erkennen.

Bei weiblicher Entwicklung wird dieser Vorderabschnitt vergrössert. Bei männlicher Differenzierung aber, und zwar während der parasitischen Periode am Rüssel des Wirtsweibchens, erleidet er eine höchst auffallende Verkürzung und Veränderung: Fig. 2

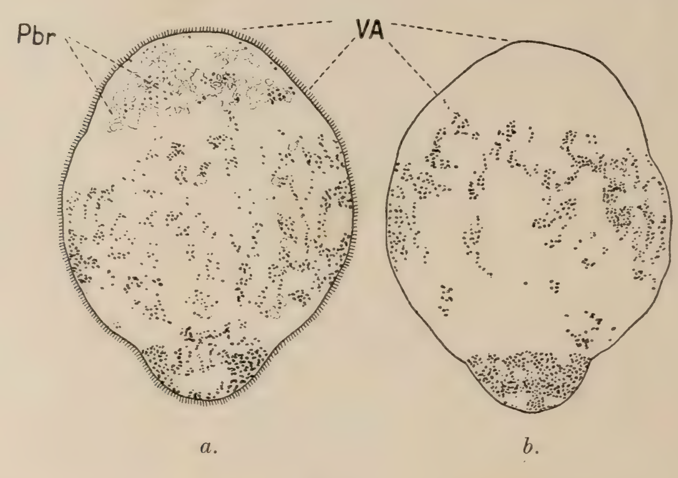


FIG. 2.

Männliche Differenzierung der am Rüssel parasitierenden Larve. Erste Stufe. *a* = dorsal; *b* = ventral. Vergr. × 70 (Reprod. 3/4 verkleinert).

nach 1-2 Tagen, Fig. 3 nach 2-3 Tagen Rüsselparasitismus. Die Augenflecke werden resorbiert, das grüne Pigment wird in das Innere des Körpers aufgenommen, wobei die Entpigmentierung auf der Bauchseite rascher vor sich geht als auf der Rückenseite und auch auf die Bauchfläche des Rumpfes übergreift (Fig. 3 *b*). Dorsal bleibt der Rumpfabschnitt zunächst normal pigmentiert. — Auch die Form der Larve wird verändert, indem sich der Rumpf in die Länge streckt. Gleich zu Anfang aller dieser Prozesse werden auch die beiden Wimperkränze zurückgebildet. — So ist am Schluss der parasitischen Periode aus der gedrungenen Larve mit ihrem grossen grünen Vorderabschnitt und mit den zwei Augen-

flecken ein kriechendes, gestrecktes männliches Würmchen (Fig. 3 *a* und *b*) mit einer kleinen, weissen, augenflecklosen Vorderkappe (*VA*) geworden. Das resorbierte grüne Pigment ist zuerst noch im Inneren des Kopflappens angehäuft (Fig. 2 *a*, *Pbr*). Später ist es in Form grüner, grober Schollen durch das ganze Coelom nachweisbar (Fig. 3 *b*, *Pbr*).

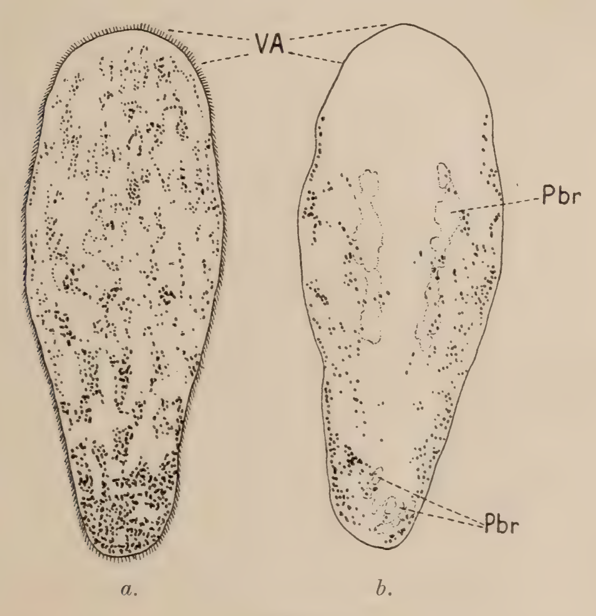


Fig. 3.

Männliche Differenzierung der am Rüssel parasitierenden Larve. Zweite Stufe. *a* = dorsal; *b* = ventral. Vergr. × 70 (Reprod. ³/₄ verkleinert).

Während der parasitischen Periode kommen ausserdem Veränderungen im Innern des Tieres zu Stande. Es entsteht eine enge Leibeshöhle. Die Spermatogenese beginnt, indem sich die Ursamenzellen vermehren und zu Morula-artigen, runden Zellhaufen werden, deren Einzelzellen später die Spermien liefern. Verhältnismässig spät lassen die Vorderdarmanlagen (unter anderem das Urmundbläschen [1]), aus denen der Samenschlauch des reifen Männchens hervorgeht, die männliche Entwicklungsrichtung erkennen. Das

[1] Vergl. 1925 *a*, Abschnitt I.

Urmundbläschen ist am Ende der parasitischen Periode zwar etwas vergrössert, aber, soweit die Beobachtungen reichen, noch ohne Verbindung nach aussen und ohne Trichter nach innen. Die Ausbildung des Samenschlauchs, ebenso diejenige reifer Spermien, fällt also erst in das Stadium der kriechenden Rüssellarve.

Die Extraktversuche zeigten folgendes: Alle hier für die normale männliche Differenzierung der festsitzenden Larve geschilderten Rückbildungsvorgänge werden auch durch Rüsselextrakt und durch Darwandextrakt ausgelöst. Zuerst verschwinden die Wimperkränze. Dann werden die Augenflecke rückgebildet; allmählich verliert der Vorderabschnitt sein Pigment und verkleinert sich, in vielen Fällen, bis zur typischen weissen Kappe. Zugleich verlängert sich der Rumpf; die Larve wird zum kriechenden Würmchen. Auch die Einzelheiten der Entpigmentierung sind bei den Extraktlarven « normal ». Sie ergreift, obgleich natürlich der Extrakt die Larve allseitig umgibt, in erster Linie die Ventralseite und dehnt sich auch auf die Bauchfläche des Rumpfes aus. Wie bei den typischen Rüssellarven finden wir die grünen Pigmentschollen zuerst im Innern des Vorderabschnittes und später im Coelom des ganzen Rumpfes.

Die inneren Vorgänge spielen sich, soweit sie bis jetzt untersucht wurden, ähnlich ab wie bei normaler männlicher Entwicklung am

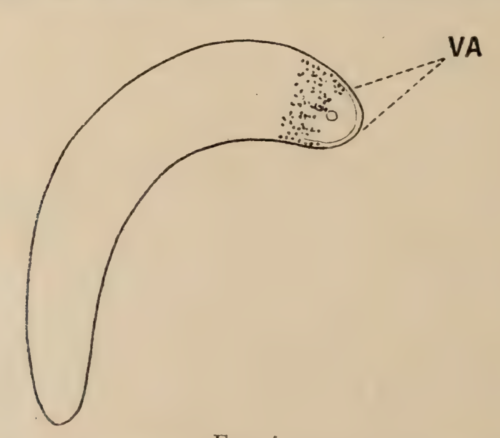


Fig. 4.

Rüsselextraktlarve nach 10 Tagen Extraktleben. Dorsalansicht. Nach dem lebenden Zustand gez.

VA = Vorderabschnitt ohne Pigment, mit kleiner rundlicher Samenschlauchanlage (Urmundbläschen). Der Rumpf beginnt mit der pigmentierten Zone und ist bis zum Hinterende pigmentiert, auch wo die Zeichnung dies nicht angibt. Vergr. × 54.

lebenden Rüssel. Die Spermatogenese setzt ein; das Urmundbläschen vergrössert sich. Für die anderen Organe müssen noch weitere Beobachtungen gesammelt werden.

In den beiden Textfiguren 4 und 5 ist die männliche Differenzierung indifferenter Larven im Rüsselextrakt abgebildet. Fig. 4 gibt eine stark vermännlichte Larve wieder, mit kleinem pigmentlosen Vorderabschnitt (*VA*) in seiner gegenüber dem pigmentierten Rumpf sehr deutlichen Kleinheit. Fig. 5 stellt nur das Vorderende eines anderen Tieres dar. Ausser dem pigmentlosen und verkleinerten Vorderabschnitt (*VA*) ist noch der vorderste Bereich des normal pigmentierten Rumpfes (*R*) gezeichnet. Dieses Tier besitzt neben den männlichen Charakteren des Vorderendes auch einen gewissen weiblichen Einschlag, nämlich im Rumpf die Anlagen zweier Borsten (*Bo*), eines weiblichen Organs.

Recht oft gehen, auch ohne dass direkt weibliche Organe ausgebildet würden, die männlichen Differenzierungsprozesse nicht so weit wie in Fig. 4 und reichen nur bis zu einem schwach männlichen Zustand mit Verlust der Wimperkränze und Augenflecke, aber mit geringerer Verkleinerung und schwächerer Entpigmentierung des Vorderendes. Ausserdem entstehen, wie im folgenden Abschnitt noch betrachtet werden soll, in den Rüsselextraktzuchten auch noch weiblichere Tiere. — Im ganzen wurden in mehreren Rüsselextraktzuchten 38 vermännlichte Tiere hergestellt.

In Fig. 6 ist schliesslich eine Larve abgebildet, die 9 Tage in

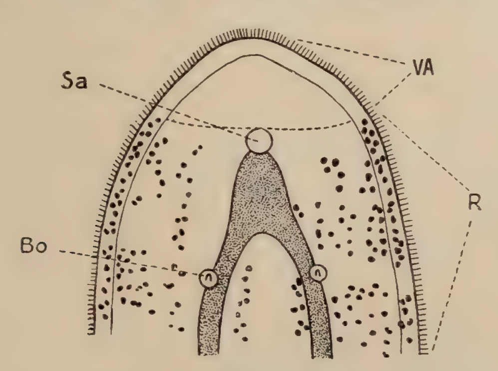


Fig. 5.

Rüsselextraktlarve nach 8 Tagen Extraktleben. Vorderende männlich mit kaum vergrössertem Urmundbläschen (Sa).

Sa = Samenschlauch-Anlage; Borsten, Bo, weiblich. Ventralansicht nach dem Leben. Vergr. × 520; (2/3 verklein).

Darmwandextrakt lebte (1 Gewichtsteil getrocknete Darmwandsubstanz in 2000 Gewichtsteilen Seewasser 1 Stunde lang extrahiert). Auch hier ist die Vermännlichung typisch.

Nach diesen Beobachtungen wird man sagen müssen: der Versuch mit Rüsselextrakt hat positiven Erfolg. Die Wirkung ist zwar nicht so rasch wie am lebenden Rüssel, sondern braucht wohl mindestens die doppelte Zeit. Sie geht auch nicht so weit wie diejenige des lebenden Rüssels. Aber der wässerige Extrakt aus getrocknetem Rüsselgewebe verändert in der Tat indifferente Larven in spezifisch männlicher Richtung. — Damit ist vor allem der direkte Beweis gegeben, dass wenigstens die erste Hälfte der männlichen Differenzierung auch am lebenden Rüssel durch Substanzen seines Gewebes — und zwar durch wasserlösliche Substanzen — hervorgerufen wird.

Leider gelang es bisher nicht, den Rüsselextrakt-Versuch genau quantitativ durchzuführen.

Zugleich mit diesem Ergebnis müssen wir aber hervorheben, dass die Vermännlichung bei den bisherigen Versuchen nicht bis zu reifen Männchen führte. Sie ging, obgleich die Larve langen Zeit im Rüsselextrakt weiter lebten, nicht über jene Stufe hinaus, die am lebenden Rüssel zu Ende der festsistzenden Periode erreicht wird. Dieser Stillstand zeigt sich sehr deutlich in der Ausbildung des Samenschlauchs, des Speicherorgans für die Spermien: so charakteristisch dieser Schlauch für das fertige Männchen ist, bei den Extraktlarven bleibt er in den ersten Anfängen stehen. Es entsteht kein typischer Sack, kein Trichter, wohl auch kein Ausführungsgang nach aussen[1]. Auch die Spermatogenese geht nicht bis zu fertigen Spermien. — Es ist noch unklar, worauf der Stillstand beruht; ob in dem Extrakt Stoffe fehlen, die zur vollen männlichen Ausbildung notwendig sind, oder ob bei der Extraktion auch Substanzen ins Wasser übergehen und von den Larven aufgenommen werden, die eine vollkommene Differenzierung verhindern, von der Larve am lebenden Rüssel aber nicht aufgenommen werden.

[1] Wesentlich später können kleine Samenschläuche gebildet werden. Aber sie sind wohl nicht auf Rechnung des Extrakts zu setzen. In alten Zuchten können nämlich auch ohne Parasitismus Männchen und Zwitter entstehen (vergl. BALTZER, 1925 *a*, S. 254). Es sei dagegen betont, dass sich die oben beschriebene erste Stufe der männlichen Differenzierung in kurzer Zeit ausbildet, so dass ein männlicher Einschlag durch lange Kultivierung zu ihrer Erklärung nicht in Frage kommt.

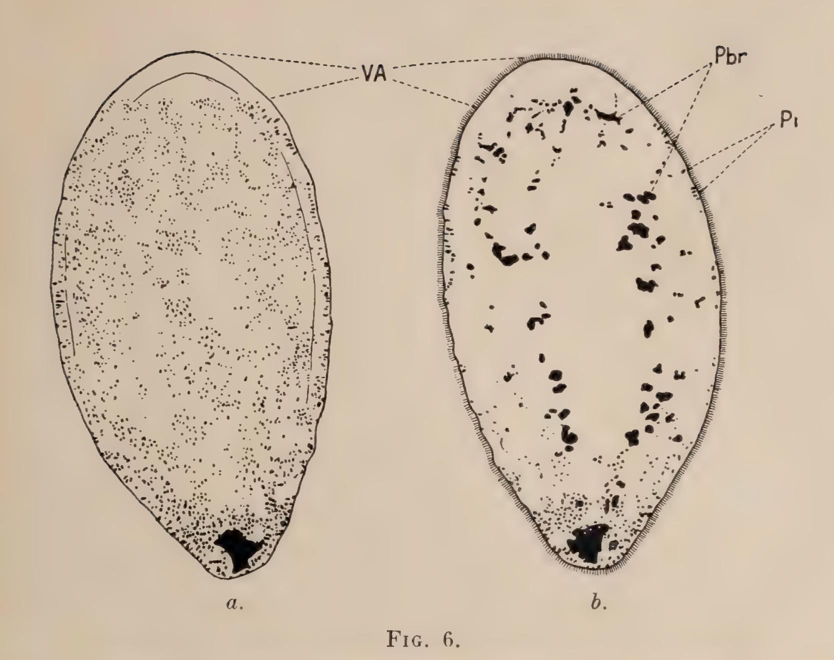


Fig. 6.

Vermännlichte Darmwandextraktlarve nach 9 Tagen Extraktleben.
a = dorsal; *b* = ventral. In die Dorsalansicht ist nur das Epidermispigment (*Pi*), in die Ventralansicht sind ausserdem die Pigmentbrocken (*Pbr*) des Larveninnern eingezeichnet. Vergr. × 170 (2/3 verkleinert)

2. Die verschieden starke Vermännlichung gleicher indifferenter Larven durch Rüsselextrakt.

Im vorangegangenen Abschnitt wurde der Rüsselextraktversuch in seinem positiven Erfolg beschrieben. Die genauere Betrachtung zeigt weiter, dass diese Wirkung bei gleichem Ausgangsmaterial in auffälligem Masse auseinandergeht. Um dies zu zeigen, sind die Resultate aller gelungenen Rüsselextraktversuche zusammengestellt (Tab. 1).

Tabelle 1. Rüsselextraktversuche.

Die vermännlichten Tiere sind als (♂ ♂) bezeichnet. Die Klammern mögen darauf hinweisen, dass die Extraktvermännlichung nicht reife Männchen hervorbrachte.

Zucht-№ und Zuchtbeginn	Gestorben	Nach	Extraktwirkung
III k 15 Larven 6. VIII	2	6 Tagen 12. VIII	2 ♀♀ mit kleinem Vorderabschnitt. 9 (♂♂) mit kleinem Vorderabschnitt und mit beginnender Entpigmentierung. 2 indifferent.
	4	9 Tagen 15. VIII	1 ♀. Vorderabschnitt stark verkürzt, halb entpigmentiert. 1 ♀, noch halb indifferent. 5 (♂♂). Vorderabschnitt stark verkürzt, halb entpigmentiert. 4 (♂♂), weniger vermännlicht als vorige.
III h 32 Larven 5. VIII	9	5-11 Tagen bis 16. VIII	2 ♀♀. Vorderabschnitt klein, entpigmentiert. 21 (♂♂), einige etw. ☿. Vorderabschnitt klein, entpigmentiert.
III c 8 Larven 4. VIII	0	5-12 Tagen bis 16. VIII	2 typische ♀♀. 3 Intersexe (Fig. 5). 3 (♂♂) Vorderabschnitt klein, entpigmentiert (Fig. 4).
III S 6 8 Larven 10. VIII	0	6 Tagen 16. VIII	1 typisches ♀. 1 ♀. Vorderabschnitt etwas vermännlicht. 3 (♂♂). Vorderabschnitt stark verkürzt und entpigmentiert. 3 indiff. (♂♂), weniger vermännlicht als vorige.

Aus dieser Zusammenstellung geht folgendes hervor: Von den 50 in vier Versuchen (III *k*, III *h*, III *c* und III S 6) aufgezogenen Rüsselextraktlarven wurden in den ersten 10 Zuchttagen drei Tiere typisch weiblich, fünf Tiere überwiegend weiblich (mit aufgeblähtem Coelom, aber mit männlichem Vorderende) und drei Individuen stärker intersexuell. Sieben Tiere wurden in geringerem Grade vermännlicht, 32 Stück wurden stark männlich (in den Grenzen der oben gegebenen Schilderung). Die einen Tiere waren also gegen Rüsselwirkung widerstandsfähig oder unempfindlich, andere aber reagierten leichter und erreichten verschieden starke Männlichkeitsgrade. Dabei ist zu betonen, dass diese verschiedene Diffe-

renzierung bei gleich alten Larven, die von der nämlichen Mutter[1] stammen und sich im gleichen Extraktwasser befinden, zu Stande kommt.

Dieser verschiedenen Wirkung des gleichen Extrakts steht eine andere Versuchsreihe, die auch an sich grosses Interesse verdient, merkwürdig schroff gegenüber. Es wurden Wasserauszüge nicht nur aus Rüsselgewebe, sondern auch aus getrockneter Darmwand[2] hergestellt. In solchem Extrakt von einer Concentration 1 : 2-3000 wurden alle eingesetzten Larven (90 Stück) vermännlicht, keine entwickelten sich weiblich. Hier ist also die Wirkung auf alle Larven gleich oder wenigstens sehr ähnlich. Fig .6 gab ein Bild der Vermännlichung durch Darmwandextrakt.

Bevor wir zur Deutung dieser verschiedenen Ergebnisse übergehen, möge die Schilderung zweier weiterer Versuche folgen, die wiederum eine verschiedene Reaktion der indifferenten Larven auf die vermännlichende Wirkung des Rüssels zeigen. Bekanntlich kann man bei *Bonellia* auf leichte Weise Intersexe erzeugen, indem man indifferente Larven am Rüssel eines Weibchens für kurze Zeit parasitieren und die vermännlichenden Stoffe aufnehmen lässt, dann aber den Parasitismus vor seinem normalen Abschluss unterbricht und die Larven zu dauernd freier Lebensweise zwingt, indem man sie von ihrer « Wirtin » getrennt aufzieht. Unter solchen vorzeitig abgelösten Rüssellarven entstehen zahlreiche Tiere mit männlichen und weiblichen Organen. Es war schon seinerzeit aufgefallen[3], dass diese Tiere sich auch innerhalb des gleichen Experiments sehr verschieden weiter entwickelten.

Ich suchte nun den Versuch genauer zu wiederholen und zu er-

[1] Ueber die Vaterschaft lässt sich nichts sicheres aussagen. Meistens sind mehrere Männchen im Uterus; wie sie sich an der Befruchtung der Eier einer Eiablage beteiligen, ist unbekannt.

[2] Ausserdem wurde eine Versuchsreihe mit dem Extrakt aus reiner *Bonellia*-Muskelsubstanz (Muskelgewebe des Hautmuskelschlauchs nach Abkratzen der Epidermis) durchgeführt. Hier kam keine Vermännlichung zu Stande. Eine Anzahl dieser Larven entwickelte sich, wie in allen reinen Seewasserkontrollen, die zu den Extraktversuchen geführt wurden, weiblich. Die anderen blieben, soweit bisher untersucht, typisch indifferent. Es sei daran erinnert, (diese Zeitschr., 1925, Vol. 32), dass manche Gewebe des weiblichen *Bonellia*-Körpers gegenüber anderen Tieren schädlich, « giftig » wirken, und dass diese Giftwirkung dem Resultat der Vermännlichung teilweise parallel geht: Muskulatur ist ungiftig, Rüsselgewebe ist « giftig », die Wirkung der Darmwand ist noch nicht genügend untersucht. Es sind weitere Versuche notwendig.

[3] Vergl. Baltzer, 1914, Mitteil. Stat. Neapel, Bd. 22.

reichen, dass die Larven alle genau gleich lang am gleichen Rüssel parasitierten. Leider gelang mir das Experiment bisher nur in beschränktem Mass, einmal mit 17 Larven (Versuch III *g 1*) und einmal mit 8 Larven (Versuch XVI *bbx*).

Die Larven des Versuchs III *g 1* macht eneinen Rüsselparasitismus von 3½–4½ Stunden durch, wurden dann abgelöst und freilebend weiter gezüchtet. Nach fünf Tagen freien Lebens hatten alle Tiere bis auf eines mehr oder minder weiblichen Typus [1]. Fünf Individuen wurden nun konserviert und später genau untersucht. Unter ihnen fanden sich: ein ganz typisches Weibchen, drei Tiere mit weiblichem bis intermediärem Bau (geräumiges weibliches Coelom, gut ausgebildeter weiblicher Hinterdarm, keine Spermatogenese, aber Kopflappen etwas männlich rückgebildet, keine Borsten, kein Vorderdarm); endlich ein stärker männliches Tier von intermediärem Habitus, im Innern mit etwa einem Dutzend Spermatogenese-Zellballen. — Die übrigen 11 Tiere (eines ging während der Lebenduntersuchung zu Grunde) wurden erst nach 19 Tagen freien Lebens konserviert. Bei ihnen ergab die spätere Untersuchung der gefärbten Totalpräparate 1 Tier von intermediärem Habitus, aber ohne Spermatogenese, zwei weibliche Tiere, aber ohne Vorderdarm (= männlicher Einschlag), endlich acht typische Weibchen.

In unserem Zusammenhang ist die Tatsache bemerkenswert, dass neben rein weiblichen Tieren auch Tiere mit deutlich männlichem Einschlag, wenn auch nicht vollkommener Männlichkeit entstehen. Als mögliche Fehlerquelle ist zu erwähnen, dass die Larven aus III *g 1* nicht an einem, sondern an drei Rüsselstücken parasitiert hatten.

Im zweiten Versuch (XVI *bbx*) mit acht Individuen parasitierten die Larven länger als bei III *g 1*. Die Zeit konnte infolge eines Unglücksfalles nicht mehr festgestellt werden, war aber für alle acht Tiere bis auf eine Stunde gleich lang. Die Larven wurden

[1] Die Entstehung rein weiblicher Tiere trotz Rüsselparasitismus scheint zunächst paradox, wird aber verständlich, wenn man bedenkt, dass sich die indifferente Larve zunächst in männlicher und weiblicher Richtung gleich weiterentwickelt. Die vierstündige Rüsselwirkung genügte offenbar, um die indifferente Larve zu dieser Weiterentwicklung anzuregen, aber nicht, um sie in männliche Bahn zu lenken. — Unter den rein freilebend aufgezogenen Larvenbeständen der gleichen Eiablage waren zu gleicher Zeit erst 32 % weiblich differenziert.

gleichzeitig abgelöst, zusammen weiter gezüchtet und nach 10 Tagen genau untersucht. Auch hier sind die Larven unter sich verschieden: ein Stück hatte stark weiblichen, ein anderes sehr stark männlichen Charakter (Samenschlauch). Die übrigen standen zwischen beiden Extremen, aber näher dem männlichen Typus.

Aus den beiden Experimenten folgt also wiederum die Tatsache, zu der schon die Rüsselextraktversuche geführt hatten, dass Larven aus der nämlichen Eiablage mit fast gleich lang dauerndem Rüsselparasitismus verschieden stark vermännlicht werden. Sie gehen trotz gleicher Behandlung bald mehr nach männlicher, bald mehr nach weiblicher Richtung. Gegenüber den Experimenten mit Parasitismus am lebenden Rüssel sind begreiflicherweise die Extraktversuche wesentlich durchsichtiger, denn bei ihnen entwickeln sich die Larven jeder Zucht alle unter identischen Aussenbedingungen. Bei den Intersexualitätsexperimenten am lebenden Rüssel aber bleiben gewisse Schwankungen in der Dauer des Festsitzens unvermeidlich und ausserdem bleibt unkontrollierbar, ob die parasitierenden Larven auch wirklich während gleicher Zeit gleiche Substanzmengen aus dem Rüsselgewebe aufnehmen.

Deutung. — Angesichts der Notwendigkeit weiterer Versuche habe ich mich auf eine Gegenüberstellung von Möglichkeiten beschränkt.

a) Es ist wohl denkbar, dass die geschilderten Verschiedenheiten im Vermännlichungseffekt einfach als Schwankungen infolge nicht völlig identischer Versuchsbehandlung oder auch infolge zufällig nicht ganz konstanter Reaktionsfähigkeit der Larven gegenüber der experimentellen Behandlung angesehen werden müssen. Dann verdienen sie keine w itere Beachtung. Zur Beurteilung dieser Möglichkeit muss durch weitere Versuche vor allem festgestellt werden, innerhalb welcher Zeitspanne die Determinierung bei der normal parasitierenden Larve verläuft. Ist sie sehr kurz, so gewinnt diese Erklärung an Boden. Andererseits scheinen mir die Verschiedenheiten im Vermännlichungseffekt für diese Deutung etwas gross und auch zu konstant bei wechselnder Versuchsmethodik. So ist wohl der Betrachtung wert, ob nicht doch tiefere Ursachen zu Grunde liegen. Dabei wäre zu fragen, ob die geschilderten Tatsachen der Annahme abgestufter genotypischer Geschlechtstendenzen günstig sind, also: ob sie annehmen lassen, dass es unter den äusserlich indifferenten Larven Individuen mit weiblicher, mit

männlicher und vielleicht mit intermediärer erblicher Geschlechtskonstitution gibt.

b) Wir können auf die Annahme solcher Tendenzen verzichten und können alle indifferenten Larven als genotypisch gleichartig betrachten. Dann sind die mehr oder minder weiblichen Tiere der Rüsselextraktversuche (und ähnlich auch die weiblichsten Tiere von Versuchen wie XVI *bbx* aus indifferenten Larven hervorgegangen, die schon vor Versuchsbeginn eine vollständige oder teilweise Determinierung in weiblicher Richtung erfahren hatten. Nur wäre sie noch nicht in morphologischen Abänderungen sichtbar geworden. Es wären nach dieser Auffassung einfach einige äusserlich noch indifferente, in Wirklichkeit aber schon weiblich determinierte Tiere in den Versuch gekommen, die nun nicht mehr umstimmbar waren. — Diese an sich einleuchtende Erklärung findet eine Schwierigkeit in der Tatsache, dass sich diese schon weiblich bestimmten Tiere doch noch an den Rüssel ansetzen, eine zweite wohl auch darin, dass diese weiblichsten Tiere (z. B. der Extraktzuchten) gerade in denjenigen Organen vermännlicht sind, die nach allem Anschein zuerst determiniert werden, also weiblich sein sollten.

c) Mehrere gewichtige Tatsachen weisen darauf hin, dass das Geschlecht der *Bonellia* ausser durch den männlich bestimmenden Rüsselparasitismus auch durch Erbfaktoren bedingt wird (vergl. 1925 *a*, S. 268 ff.). Jedenfalls muss die weibliche Entwicklungsrichtung durch Erbfaktoren bestimmt werden, was dadurch gezeigt wird, dass zahlreiche indifferente Larven sehr rasch nach dem Ausschwärmen, sozusagen « unbeirrt » die weibliche Differenzierung beginnen, auch wenn zahlreiche Rüssel alter Weibchen in ihrer nächsten Umgebung « zu haben » wären. Diese Beobachtung konnte in den Versuchen von 1925 mehrfach gemacht werden. Damit gibt es unter den indifferenten jungen Larven mit ziemlich grosser Sicherheit schon einen gewissen Prozentsatz weiblich determinierter Individuen, die als « genotypisch überwiegend weibliche Tiere » bezeichnet seien. Schwieriger ist die Frage zu beantworten, ob ähnlich auch « genotypisch überwiegend männliche Tiere » vorhanden sind. In diese Gruppe gehören vielleicht [1] die Larven, die

[1] Hier ist die Interpretation schwieriger, weil der Zusammenhang, der zwischen dem Larvenalter und der Geschlechtstendenz zu bestehen scheint, noch nicht genügend klar liegt. Alte Larven, die eine lange Indifferenzzeit hinter sich haben, zeigen eine stärker männliche Geschlechtstendenz als junge

auch ohne Rüsselparasitismus, dann aber auffallend spät (nach langer Indifferenzzeit) zu Männchen werden.

Wenn wir nach dem Gesagten im äusserlich indifferenten Larvenbestand genotypisch weibliche und vielleicht auch genotypisch männliche Tiere zu unterscheiden haben, so liegt es nahe, diese erblich bedingten verschiedenen Geschlechtstendenzen auch zur Erklärung der divergenten Entwicklung gleich behandelter Rüssel- oder Rüsselextraktlarven heranzuziehen. Mit andern Worten, zu vermuten, dass gerade die erblich überwiegend weiblichen Larven durch den Rüsselextrakt nur wenig verändert und trotz des Rüsselextrakts weiblich werden; andererseits, dass die überwiegend männlichen Larven im Rüsselextrakt (oder bei verkürztem Parasitismus) besonders stark männlich werden. Endlich könnten genotypisch intermediäre Tiere bei der Vermännlichung durch Rüsselwirkung die Mitte halten und mittlere Grade der männlichen Differenzierung geben.

Unter solchen Voraussetzungen wäre die Beobachtung der graduell verschiedenen Vermännlichung der Larven im Rüsselextrakt und im Intersexualitätsversuch erklärt. Jedoch will zu dieser Deutung das Ergebnis der Darmextraktversuche nicht passen.

Mit der Annahme verschiedener Geschlechtstypen würden wir uns zu einem Teil den Erklärungsprinzipien nähern, wie sie GOLDSCHMIDT für die Schwammspinner, WITSCHI für die Frösche annehmen. Freilich handelt es sich bei diesen Formen um erblich verschieden konstituierte Rassen, deren jede, wenigstens beim Schwammspinner, rein zweigeschlechtig ist. Hier bei *Bonellia* würden die abgestuften Geschlechtsgenotypen (weibliche, intermediäre, männliche Typen) innerhalb der Population eines eng

Larven. Ich suchte dies (1925 *a*, S. 269) mit der allgemeinen Degeneration in alten Zuchten in Zusammenhang zu bringen in dem Sinn, dass die Verkümmerung infolge Alterns (die Larven leben nur von ihrem Dotter) zu Entwicklungshemmung, damit zu Neotenie und mit ihr verbunden zu männlicher Differenzierung führt. Wenn jedoch das Geschlecht — abgesehen vom männlich bestimmenden Parasitismus — in gewissem Grade auch schon erblich bestimmt ist, so könnte man daran denken, dass sich im Verlauf der Zucht zuerst die genotypisch weiblichen Tiere weiter entwickeln und metamorphosieren, während die genotypisch männlicheren Tiere länger indifferent bleiben und erst zuletzt und ohne Verwandlung zu neotenischen Männchen werden. So käme im Lauf der Zucht eine Auslese der männlicheren Tiere zu Stande, und darin könnte die stärkere männliche Tendenz und auch der stärkere männliche Einschlag der gealterten Zucht begründet sein. — Hier sind neue Experimente notwendig.

begrenzten und ziemlich isolierten Fundortes angenommen werden müssen, und überdies wäre damit nur die eine Seite des Geschlechtsbestimmungsvorgänge der *Bonellia* erfasst. Auf der anderen Seite steht die klarer herausgearbeitete in männlicher Richtung gehende Wirkung der Rüsselsubstanzen, des Rüsselparasitismus, die sich auch neuerdings (1925) bestätigen liess.

Gegenüber so verwickelten Geschlechtszuständen ist vielleicht eine Ueberlegung von Interesse, die uns durch die Fortpflanzungsverhältnisse der Entenmuscheln nahe gelegt wird. Wir finden in dieser Gruppe [1] innerhalb einzelner Gattungen (*Scalpellum*, *Ibla*) Arten mit typischen, normal befruchtungsfähigen Zwergmännchen, dann aber auch Formen mit stärkerer Rückbildung der Männchen, « deren Dienste kaum noch benötigt und wohl auch nur noch in ganz untergeordnetem Masse herangezogen werden ». Und nun das für uns wesentliche: « Mit der sich unter Reduktionserscheinungen vollziehenden Ausschaltung des männlichen Geschlechts läuft parallel zum Ausgleich dieses Verlustes die Herausbildung von Zwitterformen, ein Prozess, der unter Ausprägung konstanter Zwitterorganisation seinen endgültigen Abschluss gefunden hat » (Meisenheimer, *loc. cit.*). Eine solche stammesgeschichtliche Verschiebung der Geschlechtsverhältnisse ist, wie schon die Correns-schen « Untersuchungen über Geschlechtsbestimmung bei Distelarten » zeigten [2], nicht denkbar ohne tiefgreifende Aenderungen im System der geschlechtsbestimmenden Erbfaktoren, und es ist wohl möglich, dass dabei Sexualtypen verschiedenen Grades entstehen. *Bonellia* wird uns bei weiterer Untersuchung vielleicht etwas derartiges erkennen lassen, und es möchte dann kein Zufall sein, dass auch sie Zwergmännchen besitzt.

[1] Vergl. J. Meisenheimer. *Geschlecht und Geschlechter*. 1921. Bd. 1, S. 670.

[2] Sitz.-Ber. Preuss. Akad. Wiss. Berlin, 1916. S. 448-477.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société Zoologique Suisse, tenue a Neuchatel les 10 et 11 Avril 1926.

Über Bernsteincollembolen.

Ein Beitrag zur ökologischen Tiergeographie

von

Eduard HANDSCHIN

Basel.

Mehr und mehr dringen bei der Beurteilung zoogeographischer Fragen ökologische und biologische Anschauungen in den Vordergrund, indem die Faunenzusammensetzung durchaus als abhängig von der Beschaffenheit der Umwelt angesprochen wird, mit andern Worten, dass sie unter Umständen zum Indikator für eine bestimmte Umweltsbeschaffenheit werden kann. An recentem Materiale wird durch bestimmte Sammelmethoden leicht eine Probe aufs Exempel zur Beweisführung dieses Satzes gemacht werden können. Quantitative Analysen von Tierbeständen, soweit solche unternommen worden sind, zeigen Schritt auf Schritt die Richtigkeit der Annahme [1].

An fossilem Materiale scheint nun aber zum vorneherein eine Anwendbarkeit der gleichen Methoden ausgeschlossen zu sein — eine eigentliche quantitative Analyse unmöglich. Eine Ausnahme von der Regel dürften wir aber dennoch in den im Bernsteine eingeschlossenen Tierresten vor uns haben. Diese sind zum grossen Teile als Angehörige einer eng umschriebenen Tiergesellschaft, der Rindenfauna anzusprechen. Wenn auch alle möglichen Insektenklassen im Harze der Bernsteinfichten ihr Grab gefunden haben, indem sie bei ihrem Fluge sich auf dem ausströmenden Harze fingen, so werden wir doch sicher den vielen ungeflügelten Tieren den Charakter eigentlicher Rindentiere zuerkennen müssen. Sie

[1] Handschin, E. *Beiträge zur Kenntnis der Collembolenfauna der Hochmoore Estlands*. Beitr. z. Kunde Estlands, vol. X, 1924.
Handschin, E. *Beiträge zur Kenntnis der Tierwelt norddeutscher Quellgebiete*. Deutsche Ent. Ztschr., 1925.

lebten an und unter der Rinde genau wie die heutigen corticolen Tiere und rekrutieren sich wie diese aus den Apterygoten, Acarinen, Araneen, und den zahlreichen pterygoten Insektengruppen, die heute allgemein unter der Rinde ganz oder teilweise ihr Leben fristen.

Die im Bernsteine festgestellten Collembolen verteilen sich auf 8 recente Gattungen. Spezifisch fossile Gattungen konnten keine festgestellt werden, im Gegensatz zu v. Olfers, dessen Material der Untersuchung zu Grunde lag. Auf ein Aufspalten der Genera wurde, soweit es nicht aus praktischen Gründen notwendig wurde, verzichtet, da in der Regel zu viele Details, die heute zu einer richtigen Beurteilung herbeigezogen werden müssen, nicht mehr genau festzustellen sind [1].

Ohne Berücksichtigung der Species fanden sich die Genera in folgender Individuenzahl vor:

Hypogastrura	2	*Lepidocyrtus*	8
Isotoma	7	*Orchesella*	18
Tomocerus	32	*Sminthurus*	16
Entomobrya	228	*Allacma*	43

Auffallend ist das starke Auftreten von *Entomobrya*, die auch unter den heutigen Rindentieren weitaus das grösste Kontingent stellt. *Isotoma* und *Lepidocyrtus* treten ungefähr in gleicher Stärke auf, desgleichen *Orchesella* und *Sminthurus*. Hingegen zeigt sich eine starke Verschiebung in der Individuenstärke von *Tomocerus* und den Symphypleonen. Beide sind Anzeiger ausserordentlicher Feuchtigkeitsgrade des Lebensraumes. *Tomocerus* charakterisiert geradezu die Quellfaunen und tritt am Ufer der Gewässer noch auf, wenn alle andern Formen verschwunden sind. Die Symphypleonen *Allacma* und *Sminthurus* finden sich ebenfalls nur im Bereiche des Wassers, wenn schon von ihnen besondere Vorliebe für algenbewachsenes Holz bekundet wird. An trokenen Standorten wird man beide vergebens suchen. Wenn wir uns deshalb die Frage vorlegen, unter welchen Bedingungen die Bernstein-Collembolen lebten, so gibt uns die Zusammensetzung

[1] Handschin, E. *Revision der Collembolen des baltischen Bernsteins*. Entomol. Mitt., Bd. XV, p. 161, 1926.
v. Olfers, E. W. M. *Die Urinsekten*. Schr. phys.-oekonom. Ges. Königsberg, Bd. 48, 1907.

der Tiere nach ihrer Häufigkeit unbedingt den Hinweis auf eine sehr grosse Feuchtigkeit der Bernsteinfichtenwaldungen. *Entomobrya* bleibt an allen Lokalitäten, wo Rinden auch der Kleinsträucher zur Verfügung stehen, in ungefähr gleicher Stärke. *Tomocerus* schwindet mit zunehmender Trockenheit. Wenn wir deshalb das neuere, nach ökologischen Methoden gesammelte Material zu einem Vergleiche heranziehen, Materialien die uns nicht nur über die Fundortbeschaffenheit einer Gegend, sondern auch über Bevorzugung von Biotopen und Lebensweise Aufschluss zu geben im Stande sind, so müssen sie die oben erwähnten Abhängigkeiten illustrieren.

Genus	Bernstein		Estland Hochmoor		Zehlaubruch Waldmoor		Holstein Quellen	
		%		%		%		%
Hypogastrura .	2	0,69	1	0,25	190	23,22	2	1,13
Isotoma . . .	7	2,37	—	—	68	8,32	25	16,45
Tomocerus . .	**32**	**10,85**	**2**	**0,49**	**60**	**7,34**	**105**	**69,09**
Entomobrya . .	228	77,29	283	69,18	397	48,52	—	—
Lepidocyrtus .	8	2,71	17	4,16	2	0,25	7	4,6
Orchesella . .	18	6,1	106	25,92	101	12,35	13	8,55

Orchesella in Estland verdankt seine Zahl der Blüte von Epilobium, *Hypogastrura* in Zehlau der Anwesenheit von Pilzen. Die drei Stufen, Estland-Zehlau-Holstein repräsentieren drei gesteigerte Feuchtigkeitskategorien der Fundstellen. Wenn uns so ein Faktor der Umgebung der oligocaenen Collembolenfauna des Samlandes, die Feuchtigkeit der Wälder erklärt werden kann (vergl. auch Ulmer [1]), so gibt uns die Zusammensetzung und geographische Verbreitung der Genera Anhaltspunkte über die klimatischen Bedingungen.

Aus bestimmten Gründen [2] betrachten wir nur die in der obigen Tabelle aufgeführten Formen. Da scheint uns auf den ersten Blick eine geographische Analyse von sehr geringem Werte. Wir kennen ja fossile Formen nur aus dem Samlande, können also von ihre- weitern Verbreitung nichts aussagen, besonders da noch in syster

[1] Ulmer, G. *Die Trichopteren des baltischen Bernsteins.* Beitr. z. Natk. Preussens, Bd. 10, 1912.
[2] Siehe 2.

matischer Hinsicht der Unwert der specifischen Aufspaltung betont wurde. Auch die Verbreitung der recenten Genera bietet noch keine Anhaltspunkte. Mit Ausnahme von *Tomocerus* und *Orchesella* sind die Gattungen kosmopolitisch und von Pol zu Pol über alle Weltteile und Gebirgsketten verbreitet, bis ihnen die oberste Grenze des Lebens überhaupt Halt gebietet. *Tomocerus* und *Orchesella* allein beschränken sich auf die nördliche gemässigte Hemisphäre. Dieser negative Befund im Verein mit der Oekologie ist allein im Stande, uns näheres über die klimatischen Bedingungen und die geographische Verbreitung der ganzen Gesellschaft anzugeben. Zur Beurteilung greifen wir deshalb nicht die Verbreitung der einzelnen Gesellschafter heraus; wir müssen die Verbreitung der charakteristischen Rindenfauna verfolgen und zwar in der oben angegebenen Zusammensetzung. Soweit wir nun Rinden- und Baumfaunen aus den Tropen kennen, sind die dort fehlenden Orchesellen und *Tomocerus*-arten durch *Cremastocephalus*, *Paronella*, *Dicranocentrus* und *Campylothorax* ersetzt worden. Wenn *Cremastocephalus* in Californien und Japan auch in die gemässigten Zonen hineinreichen kann, so ist ihre Anwesenheit im Bernstein doch auf Irrtum zurückzuführen. Wir finden also in der südlichen Grenze der Verbreitung von *Orchesella* und *Tomocerus* gerade klimatisch die Lebensbedingungen der Bernsteincollembolen umgrenzt. Das Klima des Bernsteinwaldes muss in den günstigsten Fällen dem nördlich gemässigten-subtropischen der Jetztzeit entsprochen haben. Damit stimmen auch die Untersuchungen der andern Autoren überien, welche sich mit der Bernsteinfauna auseinander gesetzt haben. In diesen Gegenden findet heute eine analog zusammengesetzte Tierwelt ihre Südgrenze, dort treffen wir eine corticole Collembolengesellschaft an, die sich noch durch Anwesenheit von *Orchesella* und *Tomocerus* auszeichnet und in welcher die Symphypleonen eine grosse Rolle spielen[1].

[1] Handschin, E. *Collembolen aus Algerien.* Zeitsch. wiss. Insektenbiol., vol. 21, 1926.
Handschin, E. *Note sur les Collemboles du Maroc.* Bulletin Soc. Sc. du Maroc. Rabat, 1926.

Vol. 33, nº 10. — Juin 1926.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société Zoologique Suisse, tenue a Neuchatel les 10 et 11 Avril 1926.

Die Thee-Capside Helopeltis antonii Sign. und ihre Parasiten.

VON

R. MENZEL,

Buitenzorg-Basel.

Während Capsiden im gemässigten Klima kaum von praktischer Bedeutung sind, spielen sie in den Tropen eine bedeutende Rolle als Pflanzenschädlinge, und zwar besonders Arten der Gattung *Helopeltis* Sign.; in Afrika werden sie schädlich für Cacao, Thee, Baumwolle, etc.[1], in Vorderindien und auf Ceylon richten die beiden Arten *antonii* und *theivora* einigen Schaden auf Theeplantagen an, und auf Java gehört vor allem *antonii* zu den Hauptschädlingen der Thee-, Cinchona- und Cacaokultur.

Trotzdem *Helopeltis antonii* seit über 50 Jahren auf Java als Theeschädling bekannt ist und gewaltige Mittel für die Bekämpfung dieser Capside aufgewendet wurden, spielt das Helopeltisproblem immer noch eine grosse Rolle, wenn auch die Wege einer erfolgreichen Bekämpfung nun in den Hauptzügen vorgezeichnet sind. Neben dem Fangen des Schädlings durch Kinder und Frauen oder etwaigem Bespritzen der frisch geschnittenen Theesträucher mit einer 2 % igen Seifenlösung, werden nun vor allem indirekte, sog. Kulturmethoden mit Erfolg angewendet, die den Zweck haben, die Theepflanze kräftig und widerstandsfähig zu machen (sorgfältiges Pflücken und Schneiden, künstliche Düngung, Gründüngerpflanzen, etc.) [2].

Eine biologische Bekämpfung von *Helopeltis* kam bis vor kurzer

[1] J. Ghesquière. *Notice monographique sur les Helopeltis Sign. (Miridae) éthiopiens.* Rev. zool. afric., Vol. 10, 1922.

[2] R. Menzel. *Schädlingsbekämpfung auf Java und Sumatra.* Schweizer Landw. Monatshefte, Mai 1926.

Zeit nicht in Frage, da man keine wirksamen Feinde oder Parasiten dieser Capside kannte. Spinnen, Mantiden, Reduviiden, denen ab und zu einige Exemplare zum Opfer fallen mögen, sind von keiner praktischen Bedeutung, ebensowenig Vögel, sowie zwei Mermithidenarten, *Hexamermis microamphidis* Steiner und *Agamermis paradecaudata* Steiner, die als Parasiten von *Helopeltis antonii* bekannt wurden [1].

Vor ungefähr zwei Jahren jedoch konnte die Anwesenheit einer Braconide *Euphorus helopeltidis* Ferrière festgestellt werden, die als wirksamer *Helopeltis*-Parasit anzusehen ist. In gewissen Fällen waren bis 50 % und mehr der jungen ungeflügelten *Helopeltis*-Exemplare parasitiert.

Das *Euphorus*-Weibchen legt je ein Ei in das jüngste *Helopeltis*-Stadium; die Larve entwickelt sich im Abdomen des Wirtes, bis dieser als Nymphe zu Grunde geht. Dann verlässt die ausgewachsene Larve ihren Gast und spinnt am Boden, zwischen Erdpartikelchen, einen Cocon, aus dem nach 16-17 Tagen das fertige Insekt schlüpft. Ueber die Biologie und Larvenentwicklung dieser Braconide wird an anderer Stelle noch ausführlicher berichtet werden. Sie konnte auch in der Cacao-*Helopeltis* auf Java nachgewiesen werden und Larven wahrscheinlich derselben Art wurden auf Sumatra in einer anderen Capside, *Pachypeltis vittiscutis* Bergr., die dort ab und zu Theeblätter ansticht, festgestellt. Es handelt sich demnach wohl um einen Capsidenparasiten, während alle bis jetzt bekannten *Euphorus*-arten und Euphorinen überhaupt nur als Käferparasiten bekannt waren.

Bei *Euphorus helopeltidis* dürfte es sich um die erste Braconide, die in Capsiden schmarotzt, handeln, während von Waterston eine Chalcidide, *Encyrtus cotterelli*, beschrieben wurde, die in Afrika als Parasit der für Cacao schädlichen Capside *Sahlbergella theobromae* auftritt.

Euphorus helopeltidis ist die erste *Euphorus*-art aus dem indoaustralischen Gebiet, während zwei Arten aus Afrika bekannt wurden. Es wäre interessant zu untersuchen, ob diese afrikanischen Arten dort ebenfalls als *Helopeltis*-Parasiten auftreten, was man nach den Befunden auf Java eigentlich erwarten könnte.

[1] R. Menzel und G. Steiner. *Helopeltis-Parasieten, I.* Meded. Proefstation voor Thee, N° XCIV, 1925.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société Zoologique Suisse, tenue a Neuchatel les 10 et 11 Avril 1926.

Sur les Entomostracés de la région de Bienne

par le

Dr M. THIÉBAUD

Etudiant depuis de nombreuses années la faune entomostracéenne des environs de Bienne, j'estime qu'il est utile, pour la connaissance de la faune suisse, de résumer les résultats auxquels je suis arrivé, réservant à une étude ultérieure le détail des observations systématiques et biologiques concernant les espèces intéressantes.

I. Faune littorale du Lac de Bienne.

A son extrémité nord-est, vers Bienne, le lac est peu profond. Fond sablonneux recouvert d'un feutrage de débris organiques. Flore très pauvre, représentée surtout en été par des touffes de *Potamogeton*. Température de l'eau très variable, de 0° à 26°.

Cladocères.

1. *Sida crystallina* O. F. M.
2. *Diaphanosoma brachyurum* Liévin.
3. *Ceriodaphnia quadrangula* O. F. M.
4. *Bosmina longirostris typica* O. F. M.
5. » *coregoni longispina* Leydig.
6. *Ilyocryptus sordidus* Liévin.
7. *Camptocercus rectirostris* Schoedler.
8. *Acroperus harpae* Baird.
8*a*. » » *angustatus* Sars.
9. *Alonopsis elongata* Sars.
10. *Alona quadrangularis* O. F. M.
11. » *affinis* Leydig.

12. *Alona costata* Sars.
13. » *guttata* Sars.
14. » *rectangula* Sars.
15. *Rhynchotalona rostrata* Koch.
16. » *falcata* Sars.
17. *Leydigia quadrangularis* Leydig.
18. *Graptoleberis testudinaria* Fish.
19. *Pleuroxus uncinatus* Baird.
20. *Chydorus sphaericus* O. F. M.
21. » *piger* Sars.
22. *Monospilus dispar* Sars.

Copépodes.

1. *Cyclops serrulatus* Fischer.
2. » *macruroides* Lillj.
3. » *macrurus* Sars.
4. » *leuckarti* Claus.
5. *Canthocamptus staphylinus* Jurine.
6. » *crassus* Sars.
7. » *zschokkei* Schmeil.
8. » *schmeili* Mrazek f. *breviseta* Thiébaud.
9. » *pygmaeus*.
10. » *minutus* Claus.
11. *Moraria poppei* Mrazek.

Ostracodes.

1. *Darwinula stevensoni* Brad. et Rob.
2. *Limnicythere sancti-patricii* Brad. et Rob.

A signaler, la présence des espèces rares *Alonopsis elongala* Sars et *Rhynchotalona falcata* Sars, que STINGELIN[1] avait constatées en 1901 dans le lac de Neuchâtel, près d'Yverdon, donc à l'autre extrémité du bassin lacustre subjurassien. *Moraria poppei* Mrazek n'est connu en Suisse que d'une vallée latérale de la Birse où HABERBOSCH[2] l'avait trouvée dans des Mousses.

[1] Th. STINGELIN. *Bemerkungen über die Fauna des Neuenburgersees*. Rev. suisse Zool., vol. 9, 1901.

[2] P. HABERBOSCH. *Ueber arktische Süsswassercrustaceen*. Zool. Anz., Bd. 47, N° 5, 1916.

II. Canal de l'Aar près de Nidau.

Jusqu'aux écluses de Nidau, le canal de l'Aar ne forme qu'une prolongation du lac de Bienne et plusieurs des espèces caractéristiques du lac s'y retrouvent.

Cladocères.

1. *Sida crystallina* O. F. M.
2. *Diaphanosoma brachyurum* Liévin.
3. *Daphnia longispina* var. *hyalina* f. *lucernensis* Burckhard.
4. » *longispina* var. *hyalina* f. *rectifrons* Stingelin.
5. » *longispina* var. *cucullata* f. *cucullata* Sars.
6. *Scapholeberis mucronata* O. F. M.
7. *Simocephalus vetulus* O. F. M.
8. *Ilyocryptus sordidus* Liévin.
9. *Macrothrix laticornis* Jurine.
10. » *hirsuticornis* Norm.
11. *Eurycercus lamellatus* O. F. M.
12. *Camptocercus rectirostris* Schoedler.
13. *Acroperus harpae* Baird.
14. *Alonopsis elongata* Sars.
15. *Alona quadrangularis* O. F. M.
16. » *affinis* Leydig.
17. » *costata* Sars.
18. » *guttata* Sars.

18*a*. » » var. *tuberculata* Sars.

19. » *rectangula* Sars.
20. *Rhynchotalona rostrata* Koch.
21. *Leydigia quadrangularis* Leydig.
22. *Graptoleberis testudinaria* Fish.
23. *Pleuroxus laevis* Sars.
24. » *uncinatus* Baird.
25. *Chydorus globosus* Baird.
26. » *sphaericus* O. F. M.
27. *Monospilus dispar* Sars.

Copépodes.

1. *Diaptomus gracilis* Sars.
2. *Cyclops macrurus* Sars.

3. *Cyclops leuckarti* Claus.
4. » *strenuus* Fischer.
5. *Canthocamptus crassus* Sars.

Les espèces limnicoles: *Camptocercus rectirostris*, *Alonopsis elongata*, *Leydigia quadrangularis*, *Pleuroxus uncinatus*, *Monospilus dispar*, *Ilyocryptus sordidus* proviennent de la faune littorale du lac de Bienne, tandis que *Ilyocryptus hirsuticornis*, espèce sténotherme d'eau froide, dont je n'ai du reste trouvé qu'un exemplaire, doit provenir de la faune profonde.

III. Marais de Brügg (Brüggermoos).

Riches en mares, en fossés d'exploitation de la tourbe, ces marais constituaient une station très intéressante, non seulement au point de vue zoologique, mais aussi botanique. On y trouvait en effet des plantes aquatiques rares, telles que *Hottonia palustris* L., *Hydrocharis morsus ranae* L., des Utriculaires, *Lemna trisulca* L. et la rarissime *Stellaria palustris* Ehrb. Malheureusement, par suite de nécessités économiques, ces marais ont été drainés, transformés en terrains de culture, et il ne reste plus, actuellement, que quelques vestiges de cette riche station.

Cladocères.

1. *Daphnia pulex* De Geer.
2. » *longispina* f. *rosea* Sars.
3. » » f. *typica* O. F. M.
4. *Simocephalus vetulus* O. F. M.
5. » *expinosus* Koch var. *congener*.
6. *Ceriodaphnia reticulata* Jurine var. *kurzi* Stingelin.
7. » *megops* Sars.
8. » *quadrangula* O. F. M. var. *hamata*.
9. » *setosa* Matile.
10. *Lathonura rectirostris* O. F. M.
11. *Acroperus harpae* Baird.
12. *Alona costata* Sars.
13. » *rectangula* Sars.
14. *Alonella nana* Baird.
15. *Peracantha truncata* O. F. M.

16. *Pleuroxus trigonellus* O. F. M.
17. » *aduncus* Juirne.
18. *Chydorus globosus* Baird.
19. » *sphaericus* O. F. M.

Copépodes.

1. *Diaptomus vulgaris* Schmeil.
2. *Cyclops fuscus* Jurine.
3. » *albidus* Jurine.
4. » *serrulatus* Fischer.
5. » *affinis* Sars.
6. » *phaleratus* Koch.
7. » *leuckarti* Claus.
8. » *viridis* Jurine.
9. » *languidus* Sars.
10. » *bicolor* Sars.
11. » *dybowskii* Lande.
12. *Canthocamptus staphilinus* Jurine.
13. » *vejdowskyi* Mrazeck.
14. » *northumbricus* Brady.
15. » *gracilis* Sars.
16. » *pigmaeus* Sars.
17. » *minutus* Claus.

Ostracodes.

1. *Notodromas monacha* O. F. M.
2. *Cypridopsis vidua* O. F. M.
3. *Cyclocypris laevis* O. F. M.
4. *Cypria ophtalmica* Jurine.
5. *Candona candida* O. F. M.
6. » *studeri* Kaufm.
7. *Ilyodromus olivaceus* Br. et Nord.

Deux espèces de *Cladocères* sont nouvelles pour la Suisse: *Ceriodaphnia quadrangula* var. *hamata* et *Ceriodaphnia setosa* Matile, espèce habitant des mares riches en végétation, et toujours très rare. Les marais de Brugg étaient la station la plus méridionale de cette espèce.

Les *Canthocamptus vejdowskyi* et *C. gracilis* Sars, signalés pour

la première fois en Suisse par THIÉBAUD et FAVRE, dans les marais de Pouillerel, n'ont été retrouvés depuis que par DELACHAUX, dans un fossé près d'Interlaken. J'ai, en outre, constaté la présence de *C. vejdowskyi* dans les marais du Valavron (leg. PENARD, 1916). Ces deux espèces semblent donc typiques pour la faune des marais, ainsi que *Cyclops languidus*.

Parmi les Ostracodes, *Ilyodromus olivaceus* est l'espèce la moins fréquente. KAUFMANN l'a aussi trouvée dans des fossés à végétation abondante.

IV. ETANG DE MEIENRIED.

Situé près de Büren, il occupe le lit de l'ancienne Thielle, très près de son embouchure dans l'ancienne Aar. C'est un étang assez étendu, riche en végétation, poissonneux et bien connu des chasseurs qui viennent y surprendre les Oiseaux aquatiques. Le niveau de l'eau est fort variable et en relation avec celui du canal de l'Aar, dans lequel les eaux se déversent.

Cladocères.

1. *Sida crystallina* O. F. M.
2. *Diaphanosoma brachyurum* Liévin.
3. *Scapholeberis mucronata* O. F. M.
4. *Simocephalus vetulus* O. F. M.
5. *Ceriodaphnia reticulata* Jurine.
6. » *megops* Sars.
7. » *pulchella* Sars.
8. » *quadrangula* O. F. M.
9. » *quadrangula* var. *hamata*.
10. » *laticaudata* O. F. M.
11. *Bosmina longirostris* O. F. M. f. *cornuta*.
12. *Ilyocryptus sordidus* Liévin.
13. *Lathonura rectirostris* O. F. M.
14. *Eurycercus lamellatus* O. F. M.
15. *Acroperus harpae* Baird.
16. » *angustatus* Sars.
17. *Alona quadrangularis* O. F. M.
18. » *affinis* Leydig.

19. *Alona costata* Sars.
20. » *guttata* Sars.
21. » *guttata*, var. *tuberculata*.
22. » *tenuicaudis* Sars.
23. » *rectangula* Sars.
24. *Graptoleberis testudinaria* Fish.
25. *Alonella exigua* Lellj.
26. » *nana* Baird.
27. *Peracantha truncata* O. F. M.
27. *Pleuroxus laevis* Sars.
29. » *trigonellus* O. F. M.
30. *Chydorus globosus* Baird.
31. » *sphaericus* O. F. M.
32. *Polyphemus pediculus* Liévin.

Copépodes.

1. *Diaptomus gracilis* Sars.
2. *Cyclops fuscus* Jurine.
3. » *albidus* Jurine.
4. » *serrulatus* Fischer.
5. » *affinis* Sars.
6. » *phaleratus* Koch.
7. » *leuckarti* Claus.
8. » *dybowskii* Lande.
9. » *strenuus* Fischer.
10. » *viridis* Jurine.
11. » *vernalis* Fischer.
12. » *bicolor* Sars.
13. » *varicans* Sars.
14. » *fimbriatus* Fischer.
15. *Canthocamptus staphylinus* Jurine.

La faune est riche en Cladocères et, parmi des espèces communes se rencontrent les rares espèces: *Ceriodaphnia laticaudata* O. F. M., *Pleuroxus laevis* Sars, *Lathonura rectirostris* O. F. M. et *Alona tenuicaudis* Sars. Parmi les Copépodes, à signaler l'abondance des espèces de *Cyclops* et la rareté des *Canthocamptus*. *Cyclops varicans* est une petite espèce plus rare en Suisse que *Cyclops bicolor*, d'à peu près mêmes dimensions.

Je me propose d'étudier la faune de l'ancienne Aar, dans la boucle qu'elle forme entre Meienried et Büren, pour pouvoir établir une comparaison avec la faune de l'étang de Meienried.

Les autres stations étudiées étant moins intéressantes, je ne donnerai pas ici la liste complète des espèces trouvées, mais ne mentionnerai que:

1. *Cyclops bicuspidatus* Claus, dans un étang près du port de Bienne.

2. *Cyclops bisetosus* Rehberg, dont le réceptacle séminal est si typique et qui est une espèce de *Cyclops* rare en Suisse où GRAETER l'a constatée, entre autre, dans des étangs temporaires du Jura neuchâtelois. Près de Bienne, il n'a qu'une unique station, fossé au bord du lac, où il n'apparaissait qu'à l'époque des hautes eaux pour y remplacer *Cyclops vernalis*, assez abondant auparavant. Par suite de l'aménagement du terrain du port de Bienne, ces fossés ont été comblés.

3. Dans des Mousses humides, prises aux abords de sources dans la forêt, j'ai constaté la présence de *Canthocamptus zschokkei* Schmeil et *Canthocamptus pygmaeus* Sars. Ce dernier se trouve aussi dans le Twannbach, dans les gorges que cette petite rivière forme avant d'aller se jeter dans le lac de Bienne.

Enfin, dans un petit marais près de la métairie de Jobert, à 1300 m. d'altitude, j'ai trouvé quelques exemplaires de *Canthocamptus crassus* Sars.

Mes recherches m'ont permis jusqu'à présent de constater, dans les environs de Bienne, 94 espèces d'Entomostracés, se répartissant comme suit:

Cladocères	53 espèces
Copépodes	31 »
Ostracodes.	10 »

Plusieurs autres espèces sont encore à déterminer.

Sans être aussi riche que les environs de Neuchâtel, la région biennoise renferme, cependant, un ensemble intéressant d'Entomostracés, et nulle doute que des recherches ultérieures n'augmentent sensiblement la liste des espèces.

Cherchons à voir si le principe faunistique établi par MONARD, de la tendance à l'unité spécifique, se vérifie ici et prenons, comme

exemple les Cladocères, en établissant les coefficients génériques, c'est-à-dire le rapport des genres aux espèces pour des faunes de plus en plus localisées:

	Genres	Espèces	Coefficient
Faune suisse	34	73	0,46
Région biennoise	27	53	0,51
Marais de Brügg	10	19	0,52
Etang de Meienried . . .	17	32	0,53
Canal de l'Aar	18	28	0,57
Littoral du lac près du port de Bienne	15	23	0,65
Mare près du port	5	5	1
Fossé dans la forêt, alimenté par des eaux de ruissellement	2	2	1

Le coefficient va en augmentant à mesure que le milieu considéré est plus restreint et, dans un milieu très uniforme, ne subsiste qu'une espèce par genre.

Sexualité des Cladocères. Les mâles des espèces suivantes ont été constatés:

1. *Sida crystallina.*
2. *Daphnia pulex.*
3. *Simocephalus vetulus.*
4. *Ceriodaphnia reticulata.*
5. » » var. *kurzii.*
6. » *megops.*
7. » *laticaudata.*
8. » *quadrangula.*
9. » *quadrangula* var. *hamata.*
10. *Acroperus augustatus.*
11. » *harpae* f. *neglectus.*
12. *Camptocercus rectirostris.*
13. *Alonopsis elongata.*
14. *Alona costata.*
15. » *guttata.*
16. » *rectangula.*
17. *Rhynchotalona rostrata.*
18. *Graptoleberis testudinaria.*

19. *Alonella exigua.*
20. *Pleuroxus trigonellus.*
21. » *uncinatus.*
22. » *aduncus.*
23. *Chydorus globosus.*
23. » *sphaericus.*
24. » *piger.*
25. *Monospilus dispar.*

Les ♂ de *Ceriodaphnia reticulata*, *Ceriodaphnia laticaudata* et *Alona guttata* var. *kurzi* sont nouveaux pour la Suisse. Sont dicycliques: *Daphnia pulex* (♂ 22 juin, 22 octobre), *Ceriodaphnia reticulata*, *laticaudata* et *quadrangula* var. *hamata*. Les autres espèces sont monocycliques.

Vol. 33, nº 12. — Juin 1926.

COMMUNICATION FAITE A l'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE, TENUE A NEUCHATEL LES 10 ET 11 AVRIL 1926.

Pocken und Guarnierische Körperchen

von

Dr. H. STAUFFACHER

Das Pockenblut stammt aus dem thurgauischen Kantonsspital in Münsterlingen. Die Coagulation des Blutes ist sehr bemerkenswert [1]. Ausstriche der coagulirten, dunkelroten Brocken liess ich nicht trocken werden [2], sondern fixierte sie sofort (also nass !) in Alkohol (75 %). Gefärbt wurde in verdünntem Säure-Fuchsin (0,2 %) oder in Ehrlichs Fuchsin-Methylenblau, oder in Giemsa. Die Färbung in Säure-Fuchsin lieferte sehr instruktive Bilder.

Als charakteristisch für Pocken wurden bisher fast allgemein die sog. « Guarnierischen Körperchen » angesehen, Körperchen, wie sie GUARNIERI 1892 nach der Verimpfung von Vaccine-Lymphe auf die Kaninchen-Hornhaut im Epithel der letzteren nachgewiesen hat und als identisch mit protoplasmatischen Gebilden bezeichnete, die zuerst WEIGERT 1874, dann L. PFEIFFER und VAN DER LOEFF 1886 und 1887 in Pockenpusteln aufgefunden hatten. Ihre kurze Charakteristik lautet: « Runde oder ovale, sphärische (also kugelige) oder halbmondförmige Gebilde, welche in frischem Zustande amöboide Bewegungen zeigen. Die stark lichtbrechenden Körperchen sind von einem hellen Hof umgeben ». Die amöboide Beweglichkeit dieser Gebilde veranlasste ihre Entdecker, sie zu den Protozoen (Sporozoen) zu zählen und GUARNIERI taufte sie « Cytorrhyctes variolæ ». Auch im Blute Pockenkranker sollen sie nach verschiedenen Autoren vorkommen.

Die Guarnierischen Körperchen kommen nach der Literatur

[1] Auf Details kann erst bei der Publikation der Arbeit eingetreten werden.
[2] Vergl. auch: STAUFFACHER, H. *Ueber einige alte Probleme der modernen Biologie.* II. Teil. Frauenfeld, 1921.

entweder einzeln vor, oder zwei (die event. verschieden gross sind) hängen zusammen, oder sie sind getrennt, liegen aber noch im gemeinsamen Hofe. Ihre Grösse ist sehr verschieden; neben solchen, die einen Durchmesser von ca. 2μ aufweisen, gibt es kleinste Kügelchen von vielleicht nicht mehr wie 0,5μ, die sog. « Initialkörperchen ». Allgemein wird angenommen, dass diese Initialkörperchen die Vorstadien der definitiven Guarnierischen Körperchen seien. Einige Forscher wollen auch die Initialkörperchen aus noch kleineren und zahlreicheren Einheiten (Granulationen), den sog. Paschen'schen Pockenkörperchen (Prowazeks « Elementarkörperchen ») entstehen lassen.

Auf die Literatur kann hier nicht eingetreten werden; erwähnen aber möchte ich doch die Ansicht Dombrowski's, das Pockenvirus gehöre zu den Blastomyceten (« Hefepilzen ») und seine Vermehrung geschehe ausschliesslich durch Knospung; ferner die Meldung Carini's, das Virus der Kuhpocken sei in Zellen enthalten. Sicheren Aufschluss über die Natur der Guarnierischen Körperchen und ihre Rolle bei Pocken konnte man bis jetzt nicht geben.

In meinen Präparaten fallen sofort und vor allem auf: glänzende, runde oder ovale, sphærische (also kugelige) oder halbmondförmige Körperchen, die sich in Säure-Fuchsin intensiv rot färben. Umgeben sind sie meistens von einem hellen Hof. In schwereren Pockenfällen ist der Objektträger von ihnen übersät; sie beherrschen unbedingt das Gesichtsfeld. Die Körperchen zeigen, in Säure Fuchsin gefärbt, eine dicke, schwarzrote Randlinie, die als Haut (Membran) gedeutet werden muss.

Ist die Färbung nicht zu intensiv, so erkennt man im Innern des Körperchens eine hellere Partie, in der wieder ein stärker gefärbtes, rundliches oder längliches Gebilde liegt: der Kern (eigentlich ein Nucleolus).

Aber diese sphärischen Körperchen nehmen auch andere Formen an und zwar ändern sie ihre Gestalt manigfach; sie sind ausgesprochen amöboid. Man sieht sie oval, eiförmig, birnförmig, halbkugelig, polyedrisch, sehr häufig halbmond- oder sichelförmig. In andern Fällen erzeugen sie lappenförmige Fortsätze, wie wir es bei Amöben zu sehen gewohnt sind, oder sie strecken sich derart, dass man gewisse Sporozoen vor sich zu haben glaubt. Oder das Kügelchen treibt Knospen, die sich früher oder später ablösen und ebenfalls Bewegung und Formveränderung zeigen.

Es kann keinem Zweifel unterliegen: Wir haben es hier mit den « Guarnierischen Körperchen » zu tun, mit denen sie auch in der Grösse gut übereinstimmen. Aber diese Gebilde liegen ursprünglich nicht frei im Blut, sondern sind in Zellen eingeschlossen. In diesen Zellen entstehen sie, hier können sie sich auch vermehren, und aus diesen Zellen kriechen sie früher oder später aus (das dokumentiert ihren amöboiden Charakter besonders deutlich) und kommen dadurch frei ins Blut zu liegen.

Im mikroskopischen Gesichtsfeld fällt indes noch etwas anderes auf: Die Zellen, in denen die Guarn. Körperchen entstehen und zunächst liegen, sind nicht vereinzelt; sie gehören vielmehr einem flächenhaften Zellverbande an, und dieser Zellverband ist nichts anderes als das zarte überaus schleimige, hyaline Mycelium eines höheren Pilzes (Fadenpilz), der im Blute des Kranken als Saprophyt lebt und den eigentlichen Pockenerreger repräsentiert. Lässt man die Objektträger mit den Blutausstrichen vor der Fixation trocken werden, so wird das zarte Pilzgewebe zerstört und unnachweisbar, ganz so wie beim Grippepilz und beim Pilz der perniciösen Anämie der Pferde [1].

Das Wachstum des Pilzes geschieht durch Knospung (Sprossung): Eine ausgewachsene Zelle von länglicher oder auch rundlicher Form treibt eine ihr mit schmaler oder auch breiterer Basis aufsitzende Ausstülpung oder Knospe, welche die gleichen Eigenschaften, also auch einen Kern, erhält wie die Mutterzelle; sie trennt sich von dieser durch eine Querwand ab, bevor sie ihre definitive Grösse erreicht hat. An der Tochterzelle kann sich diese Sprossung wiederholen und dasselbe gilt für alle folgenden — bei ausreichender Ernährung unbegrenzt zahlreichen — Sprossgenerationen. Der Kern der Mutterzelle streckt sich hiebei in die Knospe hinein und schnürt alsdann den Tochterkern ab. Die Zahl der Sprossungen und die Orte, wo sie auftreten, scheinen nicht fest bestimmt zu sein. Diese Sprossgenerationen bleiben im vorliegenden Falle mit einander verbunden, und ihr Verband stellt daher nichts weiter dar, als einen unregelmässig verzweigten Pilzfaden (Hyphe). Man bezeichnet das in der Mykologie als Sprosspilzwachstum. Es soll damit eine Wuchsform bezeichnet werden. Sie kommt manchen Pilzspezies ausschliesslich zu, z. B. den als

[1] Siehe STAUFFACHER, *loc. cit.*

Hefepilze bekannten Arten der Gattung *Saccharomyces*, oder sie ist bestimmten Zuständen anderer Spezies eigen, welche sonst in Faden- oder Körperform auftreten (A. de Bary). Da die durch Sprosspilzwachstum entstandenen Zellen vereinigt bleiben, so nennt man nach dem Vorschlag von Berkeley derartige Sprossverbände auch « confervenartig ». In der Tat erinnern die faden- und flächenartig festen Zellverbände unseres Pockenpilzes besonders an die *Chroolepus*-Formen (etwa an *Trentepohlia* oder an *Coleochæte*, z. B. *Coleochæte pulvinata*) in der Ordnung der Confervoideae. (Weitere Vergleiche in der Hauptarbeit.) Da die confervoiden Sprossverbände durch terminale und seitliche Sprossung immer weiter wachsen und die verschiedenen Sprosse mit einander auch wieder verwachsen können, verflechten sich die Hyphen allmählig und erzeugen schliesslich verlängerte, ästige Stränge oder auch häutige pseudoparenchymatische Bildungen. Im Prinzip dieselben Verhältnisse traf ich beim Pilz der perniciösen Pferdeanämie und der menschlichen Grippe; dagegen ist das Wachstum des Grippepilzes ein viel rascheres als das des Pockenpilzes, daher die Incubationszeit bei Grippe kürzer als bei Pocken.

Die Wirkungen des im menschlichen Blute oft mächtig wuchernden Pockenpilzes sind manigfacher Art:

1. Mechanische: Verstopfung der Kapillaren, also Hemmung resp. Unterbrechung des peripheren Kreislaufes mit allen ihren Konsequenzen, wozu ich besonders die Tendenz zu Blutungen und die Disposition zu Komplikationen etc. rechne.

2. Physiologische: *a*) Entzug von Eiweisssubstanzen und Salzen aus dem Blut; *b*) Lieferung von Stoffwechselprodukten bezw. spezifischen Fermenten in das Blut; *c*) Direkte Giftwirkung durch die absterbenden Mycelien.

3. Chemische: Entzug von Sauerstoff aus dem Blut und Intoxikation des letzteren mit Kohlensäure.

In gewöhnlichen Mycelzellen dieses Pilzes entstehen nun die Guarnierischen Körperchen. Aber ihre Mutterzellen runden sich bald ab — obwohl sie im Zellverbande bleiben — und nehmen an Volumen zu; sie liegen entweder intercalar, oder stehen am Ende seitlicher Sprossen.

Das Guarnierische Körperchen entsteht aus dem Kern der betreffenden Zelle. Dieser kontrahirt sich stark, kugelt sich ab und

umgibt sich mit einer Membran. Die Beobachtung, dass die Guarnierischen Körperchen Zellkerne sind, erklärt ihr färberisches Verhalten; das « Chromatin » (Basichromatin) tritt zurück; sie bestehen zum grössten Teil aus oxychromatischer also protoplasmatischer Substanz. Das Körperchen im Innern ist daher ein als « Kern » funktionierender Nucleolus. Die amöboide Beweglichkeit von Zellkernen ist längst bekannt.

Diejenigen Guarnierischen Körperchen, die nicht sofort aus der Mutterzelle auskriechen, vermehren sich hier und zwar ausschliesslich durch Knospung: Am ursprünglichen Körperchen entsteht eine winzige Knospe, die, an jenem hängen bleibend, bis zur Grösse des Mutterkügelchens auswächst und erst nachträglich sich abtrennt. Oder die kleine Knospe löst sich frühzeitig ab, wird also selbständig und wächst — neben dem Mutterkügelchen liegend — zur Grösse des letzteren heran: Es ist dies ein « Initialkörperchen ». Im Maximum liegen schliesslich in einer Zelle 4 Kügelchen, die nach und nach alle auskriechen. Jedes dieser Körperchen repräsentiert also ein Guarnierisches Körperchen. Die Initialkörperchen sind also tatsächlich Vorstadien der Guarnierischen Körperchen; denn sie sind nichts anderes als frühzeitig abgelöste Knospen des primären Körperchens. Die Entstehung der Guarnierischen Körperchen aus Initialkörperchen ist aber nur ein Spezialfall. Dagegen kann die Bildung der Initialkörperchen aus Granulationen (PROWAZEKS « Elementarkörperchen ») nicht bestätigt werden.

Die Guarnierischen Körperchen sind Pilzsporen und zwar Tetrasporen oder Ascensporen. Sie wachsen im menschlichen Blut sehr leicht zu schönen Keimschläuchen aus. Meine Präparate enthalten viele solcher Keimschläuche. Die letzteren erzeugen bald wieder Sporen, die aber keine Guarnierischen Körperchen mehr sind, sondern als Conidien gedeutet werden müssen. Das Auswachsen der Guarnierischen Körperchen zu Keimschläuchen beweist einwandfrei ihre Sporennatur. Da aber diese Ascensporen fructificativ auswachsen, muss ich sie als Chlamydosporen ansprechen: Die Guarnierischen Körperchen sind unmittelbar zu Chlamydosporen umgewandelte Ascensporen.

Die Frage nach der Rolle, welche die Guarnierischen Körperchen bei Variola spielen, hat also zu folgenden Resultaten geführt:

1. Die Guarnierischen Körperchen sind spezifisch für Pocken.
2. Sie sind jedoch nicht die eigentlichen Erreger der Krankheit.

3. Der Erreger der menschlichen Pocken ist ein Sprosspilz, ein höherer Pilz aus der Gruppe der Ascomyceten, der im Blute Pockenkranker schmarotzt und nach meinen Erfahrungen identisch ist mit dem Erreger der Kuhpocken.

4. Die Guarnierischen Körperchen sind Entwicklungs -(Fruktifikations-) stadien, Sporen, dieses Pilzes.

5. Sie spielen die Rolle von Dauersporen. Dazu befähigt sie in erster Linie ihr dichtes Protoplasma, dann ihre relativ dicke Membran. Eingetrocknetes Blut, getrockneter Eiter, Epithelzellen, Borke, etc., von denen die Körperchen häufig eingehüllt sein werden, müssen die Widerstandsfähigkeit dieser Sporen noch wesentlich erhöhen. Daher die Tenazität des Pockenvirus.

6. Die Guarnierischen Körperchen übertragen als Sporen die Krankheit. Es geschieht dies von Person zu Person, durch Wäsche, Bettstücke, Kleider, etc., event. auch durch die Luft.

7. Die Initialkörperchen sind Vorstadien der Guarnierischen Körperchen; sie gehen nicht aus Granulationen hervor.

Nun aber treten die Pocken nicht nur epidemisch, sondern auch pandemisch auf. Dazu reichen die Guarnierischen Körperchen nicht aus: 1. sind sie zu wenig zahlreich und 2. für einen längeren Lufttransport spezifisch wohl zu schwer. Das Mycelium des Pockenpilzes erzeugt nämlich noch eine andere Art von Sporen, nämlich Conidien, die gelegentlich in ungeheurer Zahl aus allen Mycelzellen hervorwachsen (ganz wie beim Grippepilz). Und in der überwältigend raschen pandemischen Verbreitung einer Krankheit ist das Conidienmaterial konkurrenzlos; es kann leicht auf dem Luftweg auf grosse Entfernung transportiert werden [1].

Das Heimatland der Pocken ist nicht sicher bekannt; doch vermutet man es in den Zentralländern Asiens (China incl. Indien). Auch im Zentralgebiet Afrikas scheint ein Urherd zu liegen. Ich vermute daher, dass die Pocken beim Kameel heimisch sind. Im Pendschab ist diese Krankheit tatsächlich unter den Kameelen so

[1] Die Pocken-Erzeuger (Guarnerische Körper und Conidien) dringen wohl ausnahmslos (wie die Grippe-Erreger) durch die Luftwege in den menschichen Körper ein. Auf den Schleimhäuten der Trachea werden die aufgeflogenen Sporen haften und vermittelst Keimschläuchen in die Blutbahn durchwachsen. Daher die häufigen katarrhalischen Vorläufer bei Pocken und Grippe.

häufig, dass die meisten Tiere im ersten oder zweiten Lebensjahre davon betroffen werden.

Vom Kameel wurde die Seuche auf den Menschen übertragen und dieser infiziert gelegentlich die Kuh. Variola und Vaccine haben denselben Erreger. Dagegen erleidet (nach Ebstein und Schwalbe) « das Contagium der Menschenpocken durch den Eintritt in den Organismus des Rindes sehr wesentliche und tiefgreifende Veränderungen: Das flüchtige, durch die Luft sich verbreitende Contagium der Variola wird zu dem fixen, an den Pustelinhalt gebundenen und daher nicht mehr gemeingefährlichen Virus der Vaccine ». In unsere Sprache übersetzt würde das nun folgendermassen lauten: Variola und Vaccine besitzen Guarnierische Körperchen, aber nur die Variola kennt die Conidiengeneration.

Ein ganz ähnliches Krankheitspaar habe ich kennen gelernt bei Pferdegrippe (perniciöse Anämie der Pferde) und menschlicher Grippe.

Vol. 33, nº 13. — Juin 1926.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société Zoologique Suisse, tenue a Neuchatel les 10 et 11 Avril 1926.

I. Localisation dans une région du Parc national suisse, d'une race constante de Papillons exclusivement composée d'hybrides.

par

Arnold PICTET

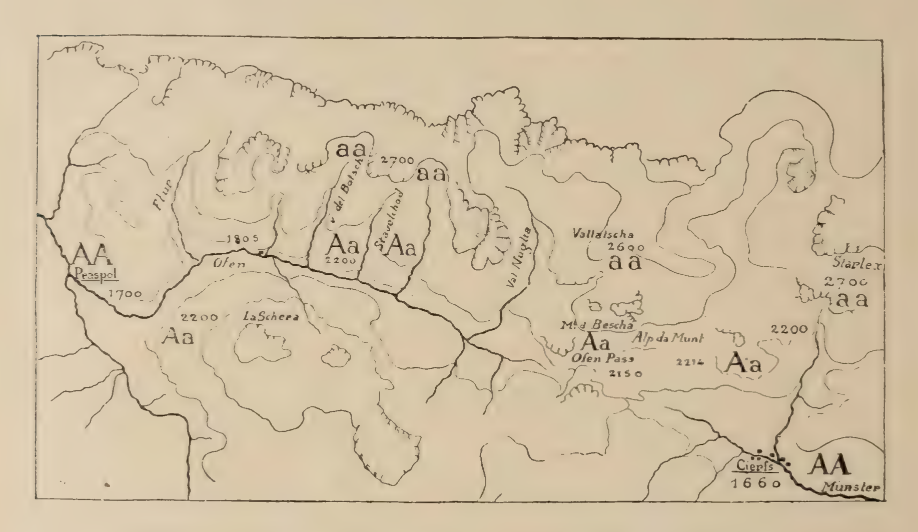
(Avec une carte.)

Lorsqu'une espèce, végétale ou animale, quitte son centre d'origine pour se répartir le long de son aire de dispersion, elle se trouve localisée en stations, continues ou discontinues, et si ces stations possèdent un climat différent de celui du centre de dispersion, l'espèce s'y trouve représentée par une ou plusieurs variétés (races géographiques). On en conclut que c'est le climat qui est propice à la production de ces variétés. Cela est vrai dans un certain nombre de cas; mais alors, les caractères distinctifs de ces formes ainsi créées par le milieu ne sont pas héréditaires et s'ils restent constants c'est que le climat renouvelle son action à chaque génération. C'est en effet ce que nous avons pu montrer pour quelques races géographiques de Lépidoptères: en élevant ces races dans un autre climat que celui de leur station, on constate que leur descendance perd la caractéristique raciale. Ce sont en conséquence de fausses races, c'est-à-dire des *somations*.

Mais, à côté de ces stations, on en trouve d'autres où l'espèce est représentée par des races dont les caractères sont héréditaires. Quelques-unes de nos expériences avec des Lépidoptères ont montré que si l'on élève ces races dans un autre climat, leur descendance, même au bout de plusieurs générations, ne se modifie pas. Ce sont

alors des *mutations*, qui ne sont nullement créées par le climat, mais qui ne s'en trouvent pas moins localisées dans une station se faisant remarquer par un climat particulier.

On nomme *génécologie* la science, inaugurée par le botaniste Turesson [1], qui s'occupe de l'étude de la localisation de ces races héréditaires dans des stations en relation avec le climat. Le Parc national suisse, dont nous étudions les Lépidoptères depuis 6 ans,



Stations de *Nemeophila plantaginis* au Parc National Suisse.

AA = Race de 1700 m (Praspöl et Cierfs);
aa = Race de 2700 m;
Aa = Race hybride de 2200.
(de Praspöl à Cierfs, à vol d'oiseau = 18 km.)

comporte passablement de ces *stations génécologiques*, dans lesquelles une race est localisée et représentée seulement par l'un ou l'autre de ses phénotypes et de ses génotypes à l'exclusion des autres.

Nous avons observé, et contrôlé expérimentalement, plusieurs fois ces phénomènes de localisation, en particulier de trois races de *Nemeophila plantaginis*, et nous publierons comme suit le résultat de nos recherches.

[1] *Hereditas*, VI, 1925, p. 147-236.

Localisation d'une race AA *à Praspöl et à Cierfs* (1700 m.)

A Praspöl (consulter la carte), sur le versant suisse du Parc national, dans la vallée de l'Ofen, se trouve une station de *Nemeophila plantaginis* composée d'individus de taille moyenne (envergure, ♂ 35, ♀ 32) se faisant principalement remarquer par une augmentation de l'amplitude des dessins noirs. A Cierfs, sur le versant tyrolien, dans la vallée de Munster, se trouve une autre station de cette espèce, composée d'individus semblables à ceux de Praspöl et de même taille. Cette race, aux deux stations, est constante, ainsi qu'en témoignent l'observation sur le terrain et plusieurs élevages en captivité. Les stations de Praspöl et de Cierfs, situées à 18 kilomètres l'une de l'autre, sont séparées par une barrière, l'Ofenpass, à 2200 m., que les individus AA, localisés à l'altitude maximum de 1700 m., ne peuvent par conséquent pas franchir.

Localisation d'une race aa *au sommet des vallées transversales* (2700 m.).

Un certain nombre de vallées transversales, orientées du nord au sud (val del Botsch, Stavelchod, val Nuglia, val Foraz, Munt della Bescha, Starlex, Urtiolaspitze), coupent les vallées de l'Ofen et de Munster. Ces vallées transversales, absolument séparées les unes des autres, sont fermées par des culs de sac, à 2700 m., où la flore est pauvre, et dans lesquels se trouve une petite race de *plantaginis*, dont les individus, d'aspect chétif, se font remarquer par une diminution de l'amplitude des dessins noirs (envergure, ♂ 29, ♀ 30). Cette race *aa* est constante, ainsi qu'en témoignent l'observation sur le terrain et les élevages en captivité. Localisés au fond de ces culs de sac, les individus de cette race ne peuvent avoir aucune communication régulière avec ceux de Cierfs et de Praspöl.

Localisation d'une race Aa *sur les plateaux médians, à* 2200 *m.*

Une série de plateaux herbeux se succèdent à l'altitude de 2200 m. et relient le versant suisse au versant tyrolien. Sur ces plateaux existe une belle race de *Nemeophila plantaginis*, richement colorée, forte (envergure, ♂ 38, ♀ 35), se distinguant facilement des deux

autres. L'observation sur le terrain, pendant 6 années, montre que cette race est absolument constante sur ces plateaux et qu'elle est seule à y représenter l'espèce pendant tout le mois d'août. Mais, si l'on élève, en captivité, des pontes complètes d'individus pris sur place, on constate que ces individus sont des hybrides provenant du croisement entre A et *a* et qu'ils répondent à la définition A*a*. En effet, la seconde génération provenant de ces hybrides, en captivité, donne manifestement lieu à une ségrégation en AA, *aa* et A*a* [1]. Pourquoi cette ségrégation, constatée en captivité, ne se réalise-t-elle pas en place sur les plateaux ?

Les résultats suivants de nos expériences donnent la clé de ce problème:

1. La race AA se développe en une année, c'est-à-dire ne subit qu'une diapause hibernale et ne tisse qu'une fois le cocon d'hibernation.

2. La race *aa* se développe en 2 années et tisse 2 fois le cocon d'hibernation.

3. Les chenilles A*a* se développent en une année et acquièrent en outre, du fait du croisement, une accélération de développement. Parmi les chenilles de la F_2, on constate qu'il y en a une certaine quantité subissant la simple diapause et une autre quantité, moins nombreuse, subissant la double diapause. Le développement en deux années est donc récessif du développement en une année.

4. D'autre part, l'accélération de développement acquise par les chenilles A*a* permet seulement aux individus hybrides de se développer à l'altitude de 2200 m.

Dans ces conditions, si l'on admet qu'à la suite d'un phénomène météorologique facile à concevoir, des individus *a* et des individus A aient été transportés sur un même point des plateaux, nous avons ainsi la formation d'un organisme A*a*. Quelques observations particulières, dans le détail desquelles nous ne pouvons entrer ici, semblent montrer que ce transport à pu s'effectuer et que la rencontre s'est opérée au dessus de Cierfs, entre l'Ofenpass et l'Alp da Munt. D'après nos expériences, nous savons que l'hybride A*a* porte

[1] Les proportions mendéliennes n'ont pas pu être controlées exactement par le fait de la mortalité résultant d'un élevage au laboratoire de Genève, c'est-à-dire dans des conditions de milieu totalement différentes des conditions normales. Nous avons cependant constaté que la forme A*a* était plus nombreuse que les deux autres.

en lui les facteurs des deux autres races. Sur ces plateaux, il donnera donc lieu à une seconde génération composée d'individus

AA qui ne sont pas viables à 2200 m.
aa qui ne sont pas viables à 2200 m.
A*a* qui sont seuls viables à cette altitude.

Il est certain que c'est à l'état de chenille que les deux types homozygotes sont éliminés. A chaque génération se renouvellera l'élimination des deux types homozygotes par le fait de la non viabilité de leurs chenilles à 2200 m., les hétérozygotes étant seuls à subsister et de cette façon s'explique la localisation d'une race de *Nemeophila plantaginis* exclusivement composée d'hybrides.

Passage de la race AA *de la station de Cierfs à celle de Praspöl.*

Nous avons vu que les individus AA ne peuvent franchir directement la barrière qui sépare Cierfs de Praspöl. Mais nous avons constaté que l'hybride se déplaçait, le long des plateaux, du côté suisse, pour se rapprocher de Praspöl; nous en avons constaté une station dans le voisinage. Cet acheminement a vraisemblablement dû s'opérer en plusieurs générations. Tant que l'hybride se trouvait à 2200 m., il donnait naissance à des chenilles AA non-viables à cette altitude. Mais, en se rapprochant de 1700 m., ce qui a été constaté, il est arrivé que les chenilles AA de la F_2, ayant rencontré leurs conditions de viabilité, ont fait souche. Le passage de la forme AA de Cierfs à Praspöl, par dessus la barrière infranchissable de l'Ofenpass, ne se fait donc pas directement, mais par le moyen de l'hybride, qui est le seul à pouvoir franchir cette barrière et qui transporte, jusque dans une station propice, son génotype, dont il porte en lui les facteurs d'hérédité.

Passage de la race aa *d'une vallée à l'autre.*

Nous avons constaté que l'hybride montait parfois le long des vallées transversales. Il est donc probable que la localisation des individus *aa* au fond des culs de sac de ces vallées et leur transport d'une vallée à l'autre ait, pour origine, un phénomène analogue à celui qui a opéré le transport de la forme AA.

II. La proportion sexuelle dans la descendance de races croisées.

Dans un précédent travail[1], nous avons montré que la proportion sexuelle n'est de 1 : 1 que dans les lignées provenant d'un couple initial de parents et dans certains cas de parthénogénèse *(Orgya antiqua* et *gonostigma)*. Dans les lignées, cet étalon se maintient au cours des générations. Dans les populations animales, la proportion sexuelle oscille entre 108–110 %, avec excès numérique des mâles ou des femelles suivant les espèces considérées. Les lignées et les pontes d'*Orgya* sont donc les seuls cas où la sex-ratio corresponde à la théorie mendélienne du sexe.

Nous avons étudié la proportion sexuelle dans la descendance d'un certain nombre de races croisées de Lépidoptères et de Cobayes et voici, en résumé, les premiers résultats que nous avions publiés:

P × P donne une génération F_1 composée de 1 ♂ : 1 ♀.

$F_1 \times F_1$ donne une génération F_2 où l'un des sexes est en excédent numérique sur l'autre sexe. Dans le croisement *Cavia aperea* × *C. cobaya*, la F_2 a donné exactement 2 mâles pour 1 femelle; cet étalon a été éalisé, exactement ou avec une légère variante, à la F_2 du croisement de quelques races de Lépidoptères. Mais, dans le croisement de trois autres races de Papillons *(Lasiocampa quercus* × *spartii*, *Lymantria dispar* × *japonica*, *Nemeophila plantaginis* de provenance suisse × race de provenance tyrolienne), la F_2 se composait de 3 mâles pour 1 femelle.

D'autre part, lors de nos anciennes recherches avec *Lymantria dispar*, nous avions vu qu'en changeant la nourriture des chenilles (Noyer au lieu de Chêne) pendant 4 générations consécutives, le nombre des femelles, proportionnellement à celui des mâles, diminuait à la seconde et à la troisième génération et nous avions établi que cette diminution du nombre des femelles avait son ori-

[1] C. R. du 3e Congrès internat. d'Entomologie. Zurich, 1925.

gine dans les gonades des individus de la génération précédente, par destruction de groupes d'ovules déterminant le sexe femelle.

Dans le cas où la proportion sexuelle, à la génération F_2, est de 2 : 1, on peut expliquer le déchet de la moitié des individus d'un sexe par l'action d'un facteur léthal récessif qui élimine tous les spermatozoïdes déterminant le sexe mâle, dans le cas où c'est le mâle qui est digamétique (donc la moitié), ou tous les ovules déterminant le sexe femelle dans le cas contraire. Si ce facteur léthal n'agissait pas, la sex-ratio, à la seconde génération serait, comme à la première, de 1 : 1, c'est-à-dire conforme à la proportion sexuelle dans les lignées et conforme à la théorie mendélienne du sexe.

Depuis la publication de ces premiers résultats, nous avons pratiqué, dans le but de vérifier cette sex-ratio de 3 : 1, de nouveaux croisements avec les mêmes races de *Nemeophila plantaginis* qui, précédemment, avaient donné une F_2 composée de 3 ♂ : 1 ♀ et voici les nouveaux chiffres qui résultent de ces croisements:

(P × P = un couple.)

		♂	♀
P × P donne une F_1 composée de 95 individus .	dont	47	48
Nous obtenons 7 pontes provenant de couples pris parmi ces 95 individus:			
Ponte I, $F_1 \times F_1$ donne une F_2 composée de 122 individus (2 décès)	»	2	118
Ponte II, $F_1 \times F_1$ donne une F_2 composée de 130 individus (8 décès)	»	122	0
Ponte III, $F_1 \times F_1$ donne une F_2 composée de 110 individus (10 décès)	»	78	22
		(Proportion, 3,5 : 1)	

Pontes IV–VIII, $F_1 \times F_1$ accouplements constatés, tous œufs non viables.

Ainsi, voici trois sortes de couples de la même F_1, c'est-à-dire *trois couples de frères et sœurs* qui, chacun, ont donné une F_2 ayant une sex-ratio différente. Il semble à première vue qu'on puisse en déduire que ces six individus F_1 appartiennent à deux types hybrides de constitution chromosomique différente, ce qui d'ailleurs serait assez conforme à un schéma d'hérédité alternative semblable à celui-là, où, à la première génération, les deux caractères en jeu apparaissent numériquement égaux et, à la seconde génération,

dans la proportion de 3 : 1. Les proportions sexuelles obtenues rendent admissibles cette interprétation.

Ces proportions peuvent être aussi le résultat de phénomènes d'intersexualité. Ce qui autorise cette conception, c'est le fait que 4 femelles $F_1 \times F_1$ (pontes IV-VII), dont l'accouplement s'est fait normalement, ont donné des pontes non fécondées, ce qui signifierait que leurs mâles étaient incomplets.

Mais, si l'on compare le nombre des œufs pondus par les femelles I à III avec celui des pontes normales de *Nemeophila plantaginis*, on arrive à une autre interprétation des résultats obtenus. En effet, les pontes normales que nous avons comptées se composent de 230, 250, 265, 332, 396, etc. œufs, c'est-à-dire le double au moins du nombre pondu par les femelles F_1. Ainsi la ponte II, de 130 œufs, n'a donné que des mâles; complète, cette ponte eut pu être de 260, ce qui montre une élimination de la moitié des gamètes, qui, dans le cas particulier, auraient pu être des femelles, ce qui aurait rétabli l'égalité. Cela parle bien en faveur de l'action d'un facteur léthal récessif.

Cependant, dans le cas de la ponte I, ce sont les ovules déterminant le sexe mâle et dans la ponte II, ceux déterminant le sexe femelle, qui ont été détruits. Il faudrait donc en déduire que le même facteur léthal agirait, chez une femelle pour détruire une des catégories d'ovules et chez sa sœur pour détruire l'autre catégorie ? Et ce phénomène ne semble possible qu'au cas où ces deux sœurs seraient de constitution chromosomique différente.

En sorte que la question de savoir d'où provient l'inégalité numérique dans la proportion sexuelle à la seconde génération de la descendance de races croisées n'est pas encore résolue et de nouvelles recherches devront être tentées.

Vol. 33, nº 14. — Juin 1926.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société Zoologique Suisse, tenue a Neuchatel les 10 et 11 Avril 1926

La greffe des glandes sexuelles et les problèmes de la biologie générale.

par

A. PÉZARD

Directeur-adjoint à l'Ecole des Hautes-Etudes, Paris.

Avec 13 figures dans le texte.

Le déterminisme des caractères sexuels secondaires chez les Vertébrés a provoqué, depuis une vingtaine d'années, une foule de recherches dont les résultats rigoureux et précis ont profondément modifié nos conceptions biologiques. Personnellement, soit seul, soit avec Sand et Caridroit, nous avons exploré ce domaine et consacré une quinzaine d'années à l'étude des Gallinacés: matériel de choix en raison de la richesse de leur sexualité secondaire. Dans notre investigation, nous avons eu recours à deux techniques simples, complémentaires l'une de l'autre: la castration et la greffe des glandes sexuelles. Nulle part, les résultats expérimentaux n'ont offert une convergence plus étroite. Ils nous permettent actuellement d'affirmer: 1º la nature endocrinienne de ce déterminisme; 2º l'existence de certaines hormones frénatrices; 3º la réalité d'une forme neutre ou mieux « spécifique », ainsi que l'équipotentialité du soma; 4º la cause humorale des cas de gynandromorphisme; 5º le non-antagonisme morphogène et hormonique des glandes sexuelles; 6º la labilité de l'ovaire chez les Oiseaux et la possibilité de l'inversion sexuelle autonome de la Poule. Tels sont les principaux points dont nous voulons apporter ici la démonstration concrète. Aussi bien, les brillants résultats obtenus depuis quelques années sur les Batraciens par Guyénot et ses élèves, justifient-ils

l'intérêt et l'opportunité de cette rapide synthèse. L'œuvre commune, que nous poursuivons tous ici avec passion, n'aura jamais trop de bons ouvriers.

I. Les caractères sexuels secondaires du Coq domestique.

La plupart de nos races gallines offrent l'exemple le plus remarquable du dimorphisme sexuel, dimorphisme qui s'établit pleinement lors de la crise de puberté et intéresse à la fois la forme et le comportement. Chez le Coq adulte, nous observons une crête



Fig. 1.

En haut, à gauche: Coq normal, *cr* = crête, *b* = barbillons, *or* = oreillons développés, *ca* = camail, *la* = lancettes, *gf* = grandes faucilles, *pf* = petites faucilles. — A droite: Poule normale. — En bas: forme commune au chapon et à la Poule ovariectomisée ou chaponne (crête petite, plumage et ergots du Coq).

épaisse, rouge, turgescente, beaucoup plus développée que chez la Poule; de même, des barbillons et des oreillons très grands; un plumage brillant où se distinguent notamment le camail, les lancettes et les faucilles; à la base des tarses, des éperons osseux, les ergots, qui servent pour le combat. Enfin, le chant spécial, l'ardeur belliqueuse, l'instinct sexuel, bien connus de tous, complètent et accentuent la physionomie sexuelle du Coq (fig. 1).

Signalons que dans certaines races: Leghorn brun, Dorking, Ardennaise, Faverolles, des différences pigmentaires s'ajoutent aux dissemblances morphologiques du plumage et renforcent le dimorphisme; par contre, dans la race Sebright, et aussi chez certains sujets des races Campine et Hambourg, le Coq présente le plumage de la Poule. Aussi bien, si l'on suit le développement dans les races normales, on observe que le plumage adulte du Coq remplace un plumage infantile analogue à celui de la Poule (fig. 2) et l'on peut en conclure éventuellement qu'il s'est produit, chez celle-ci, un arrêt de développement: arrêt définitif ou bien simple inhibition ? nous en déciderons plus loin.

II. La castration du Coq domestique.

Malgré la pratique du chaponnage, usitée dès la plus haute antiquité, le chapon demeurait assez mystérieux. C'est que l'arrachement des testicules offrait l'inconvénient de laisser subsister dans la cavité abdominale de menus fragments de la glande, fragments qui s'implantaient dans le péritoine, poussaient « comme de la mauvaise herbe » et annihilaient les effets de la castration. Tel est, en tout cas, l'obstacle auquel nous nous sommes heurté, dès nos premières expériences, obstacle très heureux puisqu'il nous enseignait clairement la possibilité et la haute valeur biologique des greffes.

Le chapon, massif, indolent, silencieux, conserve une crête petite, pâle, exsangue. Par contre, il prend intégralement le plumage du Coq, forme et pigmentation et les ergots croissent avec la vitesse normale (fig. 1). Il ne manifeste ni ardeur sexuelle, ni humeur combative. Si la castration est effectuée après la puberté, elle entraîne immédiatement la régression de la crête, régression d'une régularité telle que si l'on figure en fonction du temps les longueurs de la crête, la courbe de régression dessine un segment de parabole.

Enfin, si l'on castre un Coq en évolution pubérale, c'est-à-dire durant le développement sexué de la crête, on observe également une régression et la courbe fournit encore un segment de parabole semblable au précédent.

De cette investigation de base résulte une classification dynamique des caractères sexuels secondaires du Coq. Les uns: pluamge



Fig. 2.

Jeunes Poulets, âgés de deux mois et demi. Caractères sexuels secondaires non développés. Le plumage ressemble à celui d'une Poule. Crête minuscule.

mâle et ergots, ne sont nullement liés au testicule et apparaissent d'ores et déjà comme des *caractères neutres*, si paradoxal que cela puisse paraître. Par contre, la turgescence et le grand développement de la crête, l'instinct sexuel et combatif et le chant sont conditionnés par le testicule. Enfin, l'action du testicule doit être continue pour que se maintiennent ces *caractères vraiment mâles* (action de maintien ou loi de continuité).

III. La nature humorale de la corrélation.

Il s'agit maintenant d'analyser le mécanisme de la corrélation qui existe entre le testicule et les caractères qu'il dirige. Faut-il y voir une régulation de nature nerveuse ou une liaison d'ordre humoral ? Deux séries d'expériences vont trancher la question: déplacement des récepteurs et greffes de testicules.

a) *Déplacement des récepteurs.* Notre collaborateur F. Caridroit sectionne un crétillon chez un Coq adulte et le greffe dans une incision de la peau, sur le dos, sans point de suture. Le crétillon reprend immédiatement et maintient sa forme, sa vascularisation et son volume. Or, si la corrélation qui existe entre la crête et le testicule empruntait la voie nerveuse, elle ne pourrait subsister et nous verrions le crétillon présenter les signes de la régression. Il faut donc qu'il trouve immédiatement, dans le sang, la condition nécessaire à son maintien et cela suffit pour affirmer le caractère hormonique de son dynamisme.

D'ailleurs, nous avons récemment, Caridroit et nous, complété cette expérience. Nous la répétons sur un autre sujet adulte, mais nous effectuons aussitôt la castration. Le crétillon greffé sur le dos régresse cette fois et suit fidèlement l'évolution des crétillons laissés en place. Ainsi, la propriété morphogène que possède le testicule se transmet par le milieu intérieur, sans être aucunement liée à une localisation topographique.

b) *Greffes testiculaires.* Le principe de l'opération consiste à prélever aseptiquement la glande et à en implanter les fragments. Chose assez inattendue, le lieu d'implantation semble assez indifférent. Personnellement, nous avons principalement utilisé le péritoine, mais la greffe sous-cutanée nous a aussi donné récemment d'excellents résultats.

La réussite dépend de conditions bien diverses: 1° Le greffon reprend d'autant mieux que la parenté est plus étroite entre le donneur et le receveur: les greffes autoplastiques reprennent avec la plus grande facilité, la greffe homoplastique réussit moins souvent; quant aux greffes hétéroplastiques, elles semblent vouées à une régression plus ou moins rapide. 2° Le greffon doit se vasculariser rapidement ou mieux aboucher ses vaisseaux avec ceux du receveur. 3° La réussite est mieux assurée si on neutralise préalablement le receveur ou si on réduit simplement sa masse glandulaire.

En ce qui concerne la structure, Caridroit a constaté que les greffons testiculaires prélevés sur des Coqs après une année de survie pouvaient présenter une lignée séminale intacte, mais non souvent sans quelques désordres mécaniques, dûs à l'occlusion des canaux (fig. 3). Parfois, il se produit une transformation syncy-



Fig. 3.

Greffon testiculaire, prélevé sur un Coq une année après la transplantation. Lignée séminale normale; tissu interstitiel réduit (normal).

tiale; enfin, il est des cas où le conjonctif du canal séminifère bourgeonne très activement et cloisonne l'intérieur des tubes.

Quant à l'effet des greffes testiculaires, il éclate, chez le Coq, avec une remarquable précision. Après un certain délai, auquel nous avons donné le nom de « temps de latence », le Chapon change de physionomie, retrouve le chant, l'instinct combatif, l'ardeur sexuelle, tandis que la crête grandit et récupère toutes les caractéristiques mâles.

A vrai dire, dès nos premières recherches, nous nous trouvions en présence d'une relation pondérale assez curieuse. Cette restau-

ration fonctionnelle ne se produit en réalité que si la masse totale des greffons bien structurés est supérieure à $0^{gr},4$; par contre, aucun effet ne se produit si la masse est inférieure à 0,4. D'autre part, il suffit que cette masse soit atteinte pour que la crête effectue son complet développement ; ce qui nous a conduit à énoncer la loi du « *tout ou rien* » (1918).

« *A partir d'un minimum au dessous duquel l'effet est nul, un accroissement très petit de la masse testiculaire suffit pour assurer le développement intégral des caractères vraiment mâles.* »

Ce minimum, que nous avons désigné sous le nom de *minimum efficace*, objective en réalité un *seuil hormonique.* Il représente une fraction très petite de la masse testiculaire normale : 1/50 environ et ses propriétés s'inscrivent formellement contre la loi de proportionnalité, qui était unanimement admise avant nos travaux. Dans la suite, Lipschütz (1922) a montré que la notion devait s'étendre aux Mammifères. D'autre part, nous avons complété la loi du « tout ou rien » par la notion des « seuils différentiels » à laquelle nous ont conduit des dissociations stables du complexe sexuel secondaire. Par cette notion, nous voulons exprimer que *le seuil n'est pas exactement le même pour les différents caractères qui dépendent du testicule*, bien que les divers seuils soient, chez le Coq, très proches les uns des autres. En définitive, si l'on considère les réactions somatiques du Coq sous l'influence de masses testiculaires croissantes, on voit *qu'il existe des zones dans lesquelles une variation minuscule du tissu glandulaire entraîne un effet considérable*, *et d'autres zones ou des variations très étendues ne produisent aucun effet.* La méthode des greffes glandulaires, en faisant surgir ce résultat, s'est montrée ici d'une extraordinaire fécondité.

IV. L'action frénatrice de l'ovaire chez les Oiseaux.

Il s'agit maintenant de revenir au déterminisme du plumage et des ergots.

Les faits d'arrhénoïdie nous ouvrent la voie. Les zoologistes connaissent bien ce curieux phénomène qui consiste dans l'acquisition du plumage mâle par les femelles dont l'ovaire s'atrophie, soit par sénilité, soit pour toute cause pathologique (ex. : Faisane de Debreuil). Le phénomène permet de postuler éventuellement une influence ovarienne qui empêcherait, chez la Poule, l'appari-

tion du plumage mâle et des ergots et conduit naturellement à l'ovariectomie, opération que d'aucuns spécialistes déclaraient impossible, pour des raisons anatomiques !

Nous l'avons tentée et réussie en 1913, en même temps que Goodale et indépendamment l'un de l'autre. Jamais résultat ne s'est montré plus conforme aux prévisions. La poussée des ergots suit immédiatement l'opération : elle s'effectue alors avec la même vitesse que chez le mâle. Quant au plumage présent au moment de

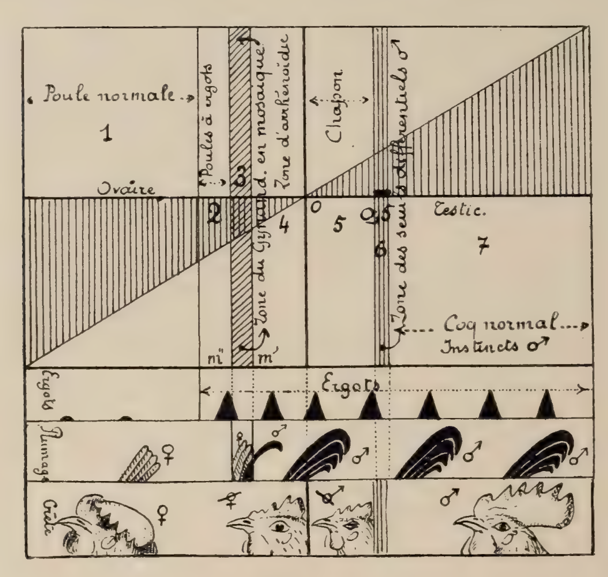


Fig. 4.

Tableau des réactions somatiques que produisent, chez la Poule et chez le Coq, les différentes masses pondérales d'ovaire et de testicule. Les ordonnées verticales désignent à gauche, les masses décroissantes d'ovaire, à droite les masses croissantes de testicule. Les trois lignes inférieures figurent l'état de l'ergot, du plumage, de la crête, pour l'ordonnée verticale correspondante. L'espèce présente, non pas deux aspect opposés, l'un mâle, l'autre femelle, mais sept états différents, que nous avons obtenus expérimentalement.

l'opération, il subsiste sans doute jusqu'à la mue suivante, mais le nouveau plumage prend, jusque dans ses moindres détails, les caractéristiques du plumage du Coq (fig. 1). De cette expérience nous concluons : 1° *que le plumage et les ergots du Coq existent à l'état potentiel chez la Poule.* 2° *Que leur développement se trouve bloqué par l'ovaire qui exerce une action empêchante.* 3° *Que le chapon*

et la chaponne prennent, après castration, une forme neutre commune (à la taille près). 4º Que les caractères sexuels secondaires doivent être interprétés comme des « épiphénomènes » (1915).

Naturellement, il convenait de soumettre la fonction ovarienne à la même analyse biologique que la fonction testiculaire. Ici encore, la greffe glandulaire, accidentelle ou systématique, nous a apporté de précieux renseignements. La notion de seuil hormonique n'offre pas moins de clarté que chez les Coqs et, d'autre part, la dissociation sexuelle secondaire s'obtient avec facilité, en opérant des réductions ovariennes de plus en plus étendues. CARIDROIT a montré que le seuil de l'ergot était, ici, assez éloigné de celui du plumage. Enfin, les seuils des différentes régions du plumage ne sont pas tous absolument égaux et le fait de maintenir au seuil, durant la mue, un reliquat ovarien entraîne, chez le sujet, l'apparition d'un plumage en mosaïque (mélange de plumes ♂ et de plumes ♀).

Cela dit, il nous est maintenant possible de dresser le tableau des réactions somatiques que produisent, chez la Poule et chez le Coq, les masses glandulaires les plus variées (fig. 4).

V. L'INVERSION SEXUELLE EXPÉRIMENTALE.

La possibilité de produire, par voie expérimentale, l'inversion sexuelle secondaire d'un Vertébré supérieur aurait semblé, il y a quelques années, une chimère ou une absurdité. Telle est la solidité des déterminismes, surgis de l'étude précédente, qu'ils ont conduit naturellement, comme par déduction, à la solution précise du problème: résultat du plus haut intérêt, dont l'importance n'a pas échappé aux biologistes ou aux philosophes.

L'opération consiste à castrer un animal et à introduire par voie de greffe, la glande du sexe opposé. De brillants résultats ont été obtenus chez les Mammifères par STEINACH, ATHIAS, Knud SAND, LIPSCHÜTZ, etc.; chez les Batraciens, par K. PONSE, Mme WELTI; chez les Oiseaux par GOODALE, ZAWADOWSKY. Personnellement, avec SAND et CARIDROIT, nous avons porté notre recherche, non sur des sujets jeunes, mais sur des sujets adultes: le résultat ne s'est montré ni moins étendu, ni moins précis.

La Poule masculinisée ressemble en tous points au Coq (à la taille près): crête développée et turgescente, plumage du Coq,

ergots, ardeur belliqueuse, instincts sexuels, chant. Quant au Coq féminisé, il prend une crête de Poule, féminise son plumage et arrête la croissance de ses éperons (fig. 5). Enfin, de même que le greffon testiculaire, introduit chez une Poule, peut conserver intacte sa lignée séminale et continuer à élaborer des spermato-



Fig. 5.

Coq féminisé par greffe d'ovaire. Crête moyenne, légèrement inclinée. Plumage de Poule Dorking.

zoïdes, les follicules ovariens introduits chez le Coq peuvent évoluer et présenter les signes caractéristiques de la vitellogenèse.

Ces faits nous conduisent à de nouvelles propositions: 1° *L'aptitude réactionnelle du soma neutralisé ne semble pas influencée par la sexualité antérieure, ce qui plaide en faveur de l'équipotentialité.* 2° *Il n'existe, dans un soma neutre, aucune condition humorale qui empêche l'implantation d'une glande dont le sexe est opposé au sexe primitif.*

VI. Le problème du gynandromorphisme.

a) *Gynandromorphisme biparti.*

La clarté de ces résultats n'a pas été sans provoquer, dans quelques milieux, une réaction artificielle sans doute, mais salutaire. D'aucuns opposèrent, à notre théorie de l'équipotentialité, l'observation de quelques Oiseaux exceptionnels: Pinson de Max Weber,

Bouvreuil de Poll. Ces deux Passereaux possédaient un plumage mixte, mâle à droite et femelle à gauche. A l'autopsie, on constatait à droite un testicule petit et à gauche un ovaire; en somme une disposition glandulaire exactement ajustée au plumage (fig. 6). Or, le sang apporte à chaque moitié les mêmes hormones: si les deux moitiés réagissent dans des sens opposés, c'est parce qu'elles posséderaient chacune leur propre polarité sexuelle secondaire; il n'y aurait donc pas équipotentialité.

En réalité, la question est mal posée, non seulement parce que le testicule n'a aucune action sur le plumage et sort du champ des explications, mais aussi parce qu'il existe des bipartis « discordants ». Ex.: Faisane de Bond qui possède à droite le plumage femelle, à gauche le plumage mâle, et, comme glande, un ovariotesticule à gauche (fig. 6).

Nous avons fourni, en 1922, une explication, basée sur la notion nouvelle des seuils différentiels, après quoi il nous restait à produire

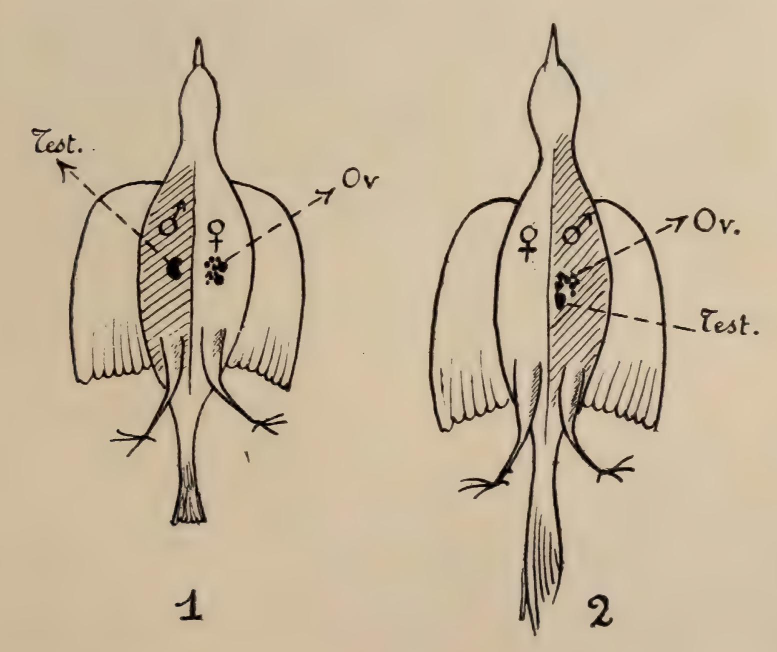


Fig. 6.

Schéma représentant à gauche, le Pinson de Max Weber; à droite, la Faisane de Bond.

expérimentalement des sujets « bipartis ». Ici encore, l'expérience a répondu à notre attente (Pézard, Sand et Caridroit).

Chez la Poule, nous pratiquons une ovariectomie complète et nous effectuons, en même temps, un demi-déplumage portant sur l'une ou l'autre moitié (fig. 7). Chez le chapon, nous effectuons une

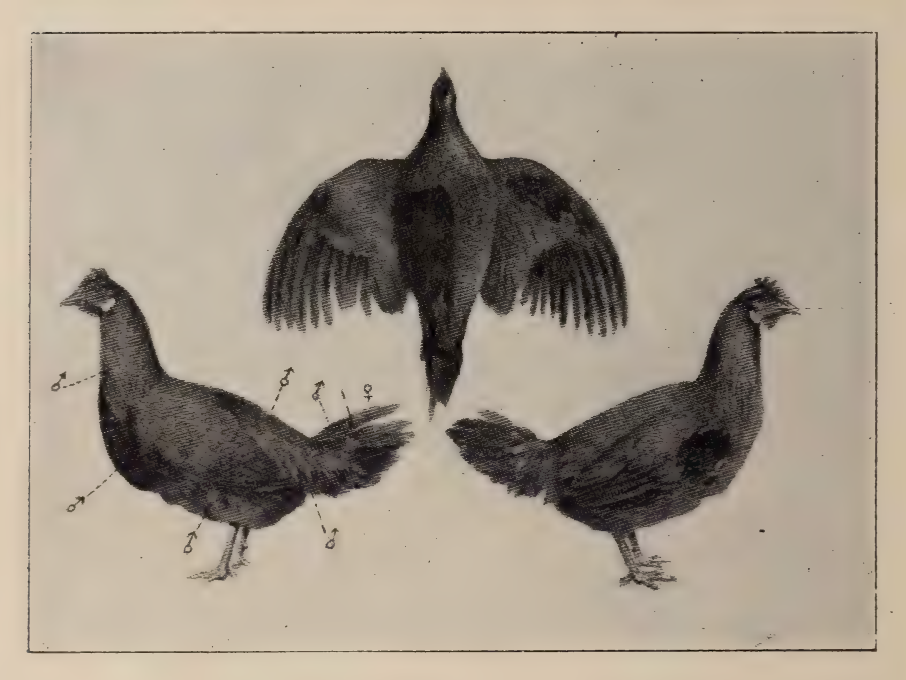


Fig. 7.

Poule gynandromorphe bipartite, de race Leghorn dorée. Parties gauches du dos et de la gorge masculinisées. Parties droites à plumage femelle. Zone masculinisée après déplumage local sur l'aile droite.

greffe d'ovaire immédiatement suivie du même demi-déplumage. Le plumage qui pousse sous la nouvelle condition prend le sexe opposé et nous obtenons de la sorte, jusqu'à la mue suivante, le curieux ajustement. Ainsi, *le gynandromorphisme biparti n'est nullement incompatible avec la théorie des hormones*. En réalité, il extériorise quelques fluctuations des seuils, coïncidant avec une régression de l'ovaire.

b) *Gynandromorphisme élémentaire* (Pézard, Sand et Caridroit).

Voici maintenant l'argument décisif, d'une impressionnante pré-

cision. Il fixe d'une façon rigide l'étendue et la réalité des actions hormoniques. Il s'agit de l'inversion sexuelle de la plume, imposée à notre surprise par quelques négligences de déplumage.

Au moment où nous inversons un sujet, observons les plumes qui sortent de leur étui : les barbes éjectées possèdent leur sexualité normale et la conservent dans la nouvelle condition. Par contre la partie qui sortira désormais de l'étui subit la condition nouvelle et prend tous les caractères du sexe opposé : forme comme pigment (fig. 8). La séparation des deux zones, nettement transversale,



Fig. 8.

Bipartition transversale des plumes d'un Coq sous l'influence d'une greffe ovarienne. Séparation transversale très nette.

incite à considérer l'intérieur de l'étui comme influençable par les hormones et cette possibilité est confirmée par l'anatomie. En effet, la papille de l'étui est richement irriguée et elle imprègne les barbes naissantes qui sont coincées latéralement contre l'étui.

Même une expérience vient de confirmer notre explication de 1922, relative à l'influence des seuils dans le gynandromorphisme biparti. Nous avons pu obtenir, lors de la mue de septembre 1925,

sur une Poule à reliquat ovarien passant au seuil, des plumes dorsales qui présentent d'un côté le pigment mâle, de l'autre le pigment femelle (fig. 9). Ces plumes succèdent à des plumes mâles normales



Fig. 9.

Gynandromorphisme biparti élémentaire par différence de seuil. L'inversion sexuelle ne s'est pas produite au même niveau dans les deux moitiés des plumes nos 3 et 4. 1 = Plumes mâles, poussées avant la mue. 2, 3, 4 = Plumes bisexuées, poussées durant la mue. 5 = Plume femelle, poussée après la mue.

et elles sont maintenant remplacées par des plumes femelles normales. Nous devons admettre que chaque moitié de la plume possédait son seuil propre et qu'au moment de la mue le reliquat ovarien se trouvait exactement entre les deux seuils.

VII. Hermaphrodisme expérimental. (Pézard, Sand et Caridroit.)

Peut-on réaliser des complexes biglandulaires ? Dès nos premières expériences, en 1912, nous avions obtenu la croissance de la crête, chez la Poule à ovaire réduit, mais les greffes testiculaires introduites entraînent bientôt en régression. Steinach, mais surtout Knud Sand, obtenaient, dans la suite, de brillants résultats chez les Mam-

mifères. Nous avons repris la question chez les Oiseaux et obtenu, durant ces dernières années, des résultats décisifs. A vrai dire, il faut, pour réussir, soit neutraliser le sujet et réintroduire, sous forme de greffe, l'une et l'autre glande; ou encore, comme pour la greffe simple, opérer préalablement une large réduction de la masse glan-

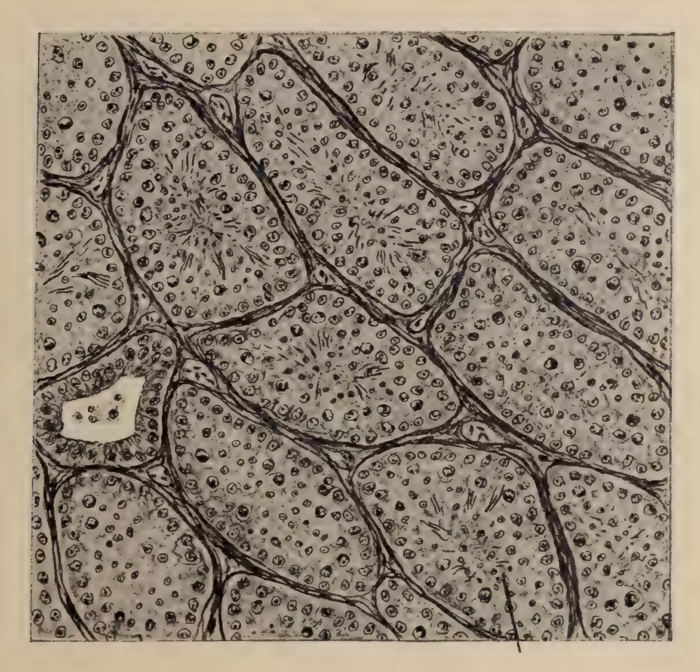


Fig. 10.

Greffe testiculaire coexistant, chez une Poule hermaphrodite, avec un reste ovarien producteur d'œufs mûrs. L'organe a été prélevé 19 mois après la greffe. Tubes séminifères fertiles. Nombreuses pycnoses. Greffon bien vascularisé. Tissu interstitiel réduit.

dulaire du sujet et introduire la glande inverse. Sous cette condition de réduction, qui n'est pas absolue, on peut obtenir un bon pourcentage de réussites.

Coqs et Poules hermaphrodites présentent les mêmes caractères: tête de Coq, plumage de Poule. Le plus souvent, les ergots croissent en raison de la valeur élevée du seuil de l'ergot. Les Coqs conservent les instincts mâles; les Poules peuvent l'acquérir, mais le fait est moins constant. Caridroit, qui vient de faire une étude minu-

tieuse du phénomène, pense qu'il se produit en la circonstance une variation du seuil qui retarderait l'action du tissu testiculaire.

En tout cas, il ressort de ces faits qu'il n'y a aucun antagonisme absolu entre les gonades de sexe opposé, et, d'autre part, que chacune d'elles se montre capable, en présence de l'autre, de développer son effet hormonique. Même, les gonades présentes continuent à mûrir, chacune pour son propre compte, leurs éléments sexuels (fig. 10 et 11).

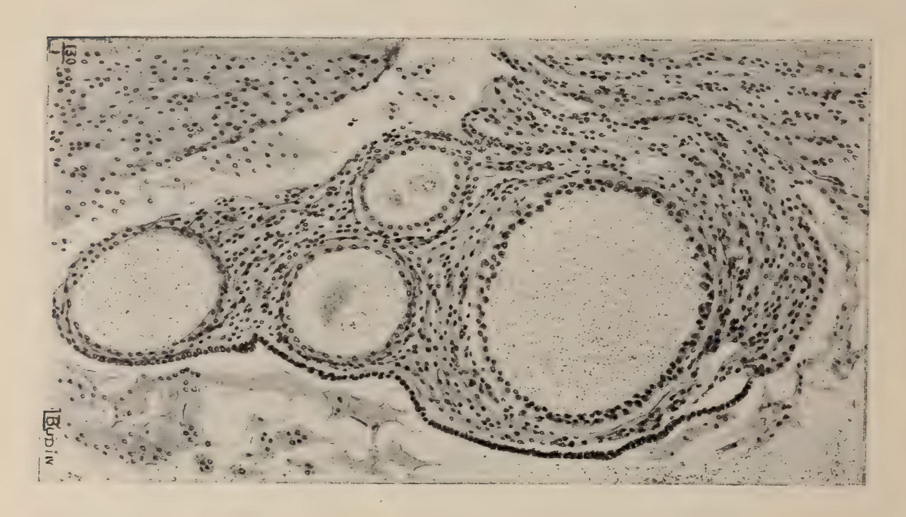


FIG. 11.

Greffe testiculaire sous la peau d'un Coq entier chez lequel s'est développé le plumage femelle. Etat du greffon deux ans après la greffe : follicules normaux.

VIII. LE PROBLÈME DE L'INTERSEXUALITÉ (CARIDROIT et PÉZARD).

Au cours de nos expériences, nous avons été conduit à des résultats dont CARIDROIT vient d'achever l'étude histologique. Il s'agit d'inversions sexuelles autonomes affectant les reliquats ou les greffons ovariens, au milieu desquels peuvent apparaître, à un moment donné, des canaux séminifères embryonnaires (fig. 12). Déjà en 1922, nous avions fait connaître le cas de Poules Faverolles chez lesquelles des restes ovariens étaient flanqués de nodules blancs et durs, à fonction testiculaire vicariante; ces nodules étaient formés de cordons à lumière réduite. P. MURISIER, dans

d'excellentes études, a publié des cas de même genre. Depuis, l'expérience a pleinement confirmé le fait qui relève de l'intersexualité.

Ces canaux séminifères, séparés par un tissu interstitiel très

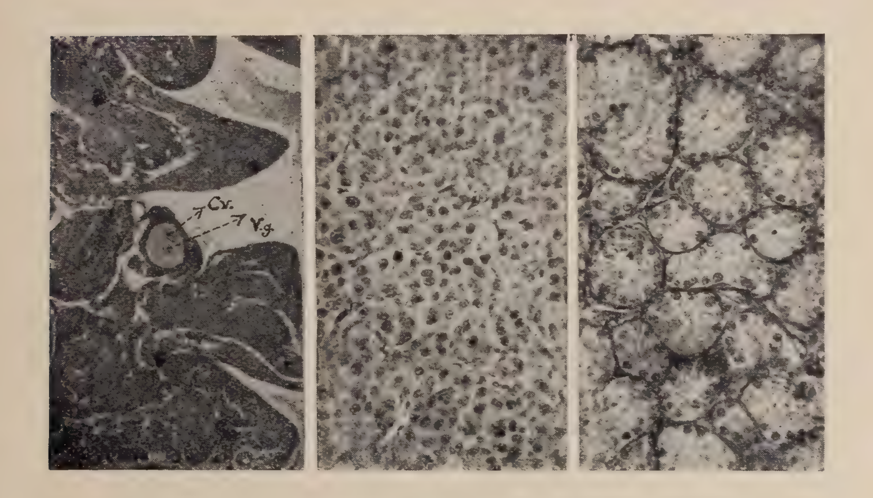


Fig. 12.

Coupes dans différentes régions de l'ovaire chez une Poule intersexuée. A gauche, ovaire en involution. On aperçoit un ovule normal avec vésicule germinative *Vg* et croissant vitellogène *Cv*. Au milieu, coupe d'un nodule atéral émis par l'ovaire, constitué par des cordons pleins. A droite, coupe dans un second nodule, de même origine, constitué par des canaux séminifères embryonnaires. Le sujet possède la crête et l'instinct combatif du Coq; le plumage est celui d'une Poule.

réduit, assurent le développement de la crête et donnent à la Poule l'aspect d'une hermaphrodite (fig. 13). Selon Caridroit, ces canaux relèvent d'une origine double; les uns paraissent dériver de l'épithélium ovarique; d'autres, plus profonds, seraient issus des cordons médullaires de première prolifération dont quelques restes peuvent demeurer inclus dans les thèques folliculaires. Nous attribuons le départ de ces formations inattendues à la réduction du nombre des follicules, lesquels exerceraient normalement une action inhi-

bitrice sur les éléments générateurs des canaux. Il nous est agréable de rapprocher ces résultats de ceux que K. Ponse a observés chez les Crapauds mâles, où des ovules ont pu se développer, soit dans l'organe de Bidder, soit dans les greffes testiculaires; ici, l'inversion sexuelle autonome apparaît comme une propriété du testicule.



Fig. 13.

Deux Poules intersexuées. En haut, Poule chez laquelle l'ovaire est envahi par des canaux séminifères, concurremment avec le développement de l'ébauche droite en testicule. En bas, Poule chez laquelle la réduction de l'ovaire a été suivie d'un développement des canaux séminifères. Dans les deux cas, l'animal possède la tête d'un Coq et le plumage d'une Poule.

Conclusion.

Tels sont les résultats expérimentaux sur lesquels repose notre théorie des caractères sexuels secondaires chez les Oiseaux. Les différents aspects ont reçu un vigoureux appui du fait que des confirmations intéressantes ont été apportées soit chez les Mammifères, soit chez les Batraciens et ont vérifié la valeur logique des notions du «tout ou rien» et des «seuils différentiels». — Au demeurant, un chapitre nouveau, peut-être plein de promesses, s'ouvre en ce moment. Au fond, l'action empêchante de l'ovaire chez les Oiseaux apparaît comme une action de réglage factoriel, capable d'assurer la récessivité du plumage mâle. Transportée dans certains croisements ovins, cette action de réglage par les hormones nous a permis d'introduire un peu de clarté au milieu de faits touffus. D'autre part, dans nos expériences d'inversion sexuelle, il nous est arrivé de constater que le nouveau plumage pouvait présenter, par rapport à l'ancien, des différences raciales et nous pensons que ce fait mérite d'être pris en considération pour les théories génétiques. Ainsi, partant d'expériences simples et banales, le fil biologique nous a conduit peu à peu vers les questions les plus intéressantes et les plus générales. Puissions-nous continuer à recueillir des réponses claires et des résultats dont l'objectivité ne laisse rien à désirer[1].

[1] Nous remercions bien cordialement nos collègues suisses du bienveillant accueil qu'il nous ont fait et dont nous conservons le bien vif souvenir.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Vol. 33, nº 14 *bis*. — Juillet 1926.

ERRATA

au mémoire sur

La greffe des glandes sexuelles et les problèmes de la biologie générale

par

A. PÉZARD

Deux erreurs graves se sont glissées dans l'explication des figures de ce mémoire. Il convient de les corriger comme suit:

Page 408, lire:

Fig. 1. A gauche en haut: Coq normal. — En bas: Poule normale. — A droite en haut: Forme commune au chapon et à la Poule ovariectomisée ou chaponne.

Page 422, lire:

Fig. 11. Greffe d'ovaire sous la peau d'un coq entier chez lequel s'est développé le plumage femelle. Etat du greffon deux ans après la greffe: follicules normaux.

Vol. 33, nº 15. — Juin 1926.

Communication faite a l'Assemblée générale de la Société Zoologique Suisse, tenue a Neuchatel les 10 et 11 Avril 1926.

Note sur la Morphologie générale des Harpacticides

par le

Dr A. MONARD

Privat-docent.

Les Harpacticides, qui comptent actuellement plus de 900 espèces réparties en 180 genres, sont certainement les plus variés des Copépodes libres. Du côté des Cyclopides et des Calanides, ils se délimitent franchement par des caractères importants; par contre, ils passent, par des transitions ménagées et nombreuses, aux Copépodes semi-parasites. La difficulté de leur examen, qui exige dans presque tous les cas la dissection complète d'un animal minuscule, explique le nombre restreint d'études qui leur ont été consacrées. C'est O. F. Muller (1785) et Jurine (1820) qui paraissent avoir mentionné les premières espèces. Le nom d'*Harpacticus* fut créé par Milne-Ewards en 1838; dès lors les travaux se sont multipliés, d'abord sur les Harpacticides marins, par une belle série de publications de Claus, Brady, T. Scott, G. O. Sars, qui prennent fin vers 1910; puis sur les Harpacticides dulcicoles dont l'étude fut surtout faite par les zoologistes allemands et suisses, série inaugurée vers 1890 par les travaux de Mrazek.

G. O. Sars divise les Harpacticoïdes en 19 familles, auxquelles il faut en ajouter encore 4; nos fiches systématiques — qui ne sont probablement pas encore complètes — mentionnent 906 espèces et 178 genres, synonymes non compris. Les espèces marines ont été étudiées principalement dans les pays suivants: Méditerranée, Iles britanniques, Norvège, quelques îles boréales, Mer Rouge, Ceylan, le golfe de Guinée, quelques îles australes (Kerguelen, archipel malais, etc.), côtes de l'Amérique du Nord. Ces connais-

sances sont très fragmentaires, on le voit. A l'exception de la Grande-Bretagne et de la Norvège, aucun pays n'a pu être étudié largement.

Le corps des Harpacticides est divisible en trois tronçons: le céphalosome, qui porte les antennules, les antennes, les mandibules, les maxilles et les deux paires de maxillipèdes; le métasome qui porte les 5 paires de pattes, dont les 4 premières sont natatoires et la cinquième ordinairement réduite; enfin l'urosome, composé de 5 segments apodes, les deux premiers ordinairement soudés, en tout ou partie, chez la femelle.

La forme primitive des Harpacticides paraît être cylindrique, un peu renflée en avant; cette forme se retrouve notamment dans les espèces que l'on peut considérer comme primitives, les *Longipedia*, *Canuella*, *Ectinosoma*; répandue dans presque toutes les familles, elle est de règle chez les *Diosaccidae* et *Canthocamptidae.* Mais elle est susceptible de plusieurs modifications: la première, très proche encore de la forme primitive, consiste en un allongement considérable du corps, constaté dans les *Cylindropsillidae*; les segments deviennent alors aussi ou plus longs que larges et l'aspect vermiforme est notamment renforcé. L'urosome, qui normalement est plus court que la partie antérieure du corps, devient ici aussi long ou plus long; le diamètre transversal du corps ne varie pas d'un segment à l'autre et la dilatation légère de la partie antérieure est complètement effacée.

Une deuxième modification de cette forme primitive, présentée surtout par les *Laophontidae* et *Cletodidae,* consiste en des strictions plus ou moins profondes, affectant particulièrement les segments du métasome et de l'urosome. L'aspect devient scalariforme; les téguments ont souvent tendance à s'épaissir et à se calcifier. Le corps reste cependant cylindrique, ou présente une tendance à l'aplatissement dorso-ventral. (Quelques *Laophonte*, *Laophontodes*, *Asellopsis*.)

La modification la plus répandue de la forme cylindrique primitive est l'aplatissement dorso-ventral accompagné d'un élargissement. Il est peu de familles où ne se trouvent quelques espèces manifestant cette tendance, à des degrés très divers. C'est ainsi que la partie antérieure du corps (céphalosome et métasome 1-4) peut s'élargir seule, l'urosome restant étroit; l'aspect devient alors cyclopoïde et caractérise nettement les *Idyaea (Thisbe).* La res-

semblance avec les *Cyclops* est encore augmentée dans les espèces qui, comme *I. longicornis* Sc., ont des antennes très allongées. Cet aplatissement peut encore être exagéré par les épipleures segmentaires qui, normalement dirigées en bas et parallèlement l'une à l'autre (l'animal étant placé sur la face ventrale), peuvent parfois se développer horizontalement. D'ordinaire, les segments de l'urosome prennent part à ces modifications et l'aspect de l'animal devient celui d'un Isopode. Le cas est loin d'être rare. Il est réalisé chez les *Harpacticidae* (sensu stricto) par le genre *Zaus*, chez les *Idyaeidae* par le genre *Aspidiscus*, chez les *Thalestridae* par le genre *Amenophia*, chez les *Laophontidae* par le genre *Asellopsis*, chez les *Canthocamptidae* par le genre *Stenocopia*. Il devient la règle chez les *Peltidae* et les *Porcellidae*. Chez les premiers, les épipleures de l'urosome (1 et 2) sont si développées qu'elles atteignent le niveau des épipleures du métasome; la forme générale devient ovalaire, la furca ne dépassant pas le niveau des dernières épipleures (g. *Peltidium*). Chez les *Porcellidae*, l'urosome se réduit à 2 segments apparents, dont le premier seul est dilaté. Les branches de la furca sont courtes et larges; il existe, entre les épipleures du métasome 4 et l'urosome, une lacune qui est comblée par la cinquième patte, elle-même élargie en palette quadrangulaire. L'animal, très aplati a une forme ovalaire ou discoïde, bien adaptée à sa vie, car il habite les rochers, les pierres battues par les vagues; il est susceptible de s'appliquer à son support avec tant de force que le courant d'aspiration d'une grosse pipette est impuissant à le détacher d'une lame de verre.

L'épaississement dorso-ventral est moins fréquent. Il est réalisé chez les *Westwoodia* dont la partie antérieure du corps est extrêmement renflée, et chez le curieux genre *Metis* (= *Ilyopsyllus*) qui présente exactement l'aspect extérieur d'une *Westwoodia*, mais qui en diffère par la structure aberrante des appendices.

Les *Tegastidae* présentent une modification extrêmement rare de la forme générale du corps. Celui-ci est comprimé latéralement; les épipleures du céphalosome et du métasome I sont très allongées, celles du Métasome 2-5 réduites; les segments génitaux sont très profonds, les autres segments de l'urosome très réduits. L'animal peut se rouler en boule; même dans le genre *Syngastes*, l'espace entre les deux saillies décrites est comblé par l'énorme patte V, en volet. L'animal possède alors un aspect amphipodoïde très particulier.

Le rostre, qui précède le métasome, est très variable aussi: nul ou presque nul chez les *Canthocamptus*, en forme de dôme chez *Canuella*, il est articulé à sa base et mobile chez les *Diosaccidae* et chez *Rhynchothalestris*. Dans les espèces aplaties, il s'élargit beaucoup et devient trapézoïde (*Peltidium*, *Porcellidium*). Il est parfois échancré à son extrémité (*Laophonte brevirostris* Cl.).

La furca est beaucoup plus variable que le rostre. Sa structure primitive semble être celle qu'on observe un peu partout: cylindrique, de longueur égale à celle du dernier segment. Mais chez les *Diosaccidae*, notamment, elle se réduit beaucoup. Elle s'allonge au contraire considérablement dans un grand nombre de formes, au premier rang desquelles il faut citer quelques *Canthocamptidae (Stenocopia)*, quelques *Laophonte (elongata*, *longicaudata*, etc.), quelques *Cletodes (longicaudatus*, *irrasus*, etc.). Les *Aegisthus* et *Pontostratiotes* sont caractérisés par l'énorme développement des soies furcales qui sont soudées l'une à l'autre. Enfin, la furca s'aplatit considérablement chez les *Porcellidae*, modification accompagnée d'une forte réduction des soies.

La structure des appendices, fort variables, excède les limites de cette note; leur étude est renvoyée à plus tard.

Vol. 33, n° 16. -- juillet 1926.

TRAVAUX DU LABORATOIRE DE ZOOLOGIE ET ANATOMIE COMPARÉE DE L'UNIVERSITÉ DE GENEVE

L'influence du squelette dans la régénération, et les potentialités des divers territoires du membre chez *Triton cristatus*.

PAR

Mlle Vera BISCHLER

Avec 25 figures dans le texte et les planches 5 à 7.

SOMMAIRE

Mes recherches ont été effectuées à la Station de Zoologie expérimentale de l'Université de Genève. J'ai eu le grand privilège de travailler sous la conduite de M. le professeur E. Guyénot, dont les conseils suggestifs, les indications précieuses et les arguments d'une logique rigoureuse et d'une clarté absolue, m'ont singulièrement facilité la solution des problèmes posés, tant au point de vue expérimental qu'en ce qui concerne l'interprétation et la mise en valeur des faits observés. Je lui exprime ici ma profonde reconnaissance.

Je tiens aussi à remercier vivement les Drs Mlle K. Ponse et M. O. Schotté, premiers assistants, ainsi que Mlle J. Piquet, pour l'aide qu'ils m'ont apportée en diverses circonstances.

INTRODUCTION

La question du rôle du squelette dans la régénération des membres se rattache directement au problème plus général de l'origine des divers tissus néoformés. D'une façon générale, les études histologiques entreprises sur la régénération de la queue ou des membres, chez les Batraciens, tendent à montrer que chaque catégorie de tissu néoformé dérive des tissus équivalents restés dans le moignon. Dans la régénération de la queue du têtard, par exemple, la chorde néoformée provient de la chorde ancienne ou d'un massif cellulaire produit aux dépens de sa gaîne; les nouveaux muscles se forment par différenciation de myoblastes provenant des cellules musculaires préexistantes (A. Naville, 1924). En généralisant ces constatations, il semble que l'on pourrait dire qu'au cours de la régénération d'un organe, tel que la patte, le squelette nouveau doit provenir de l'ancien squelette, la musculature des anciens muscles comme les vaisseaux, les nerfs et la peau sont le résultat de la croissance des parties équivalentes restées dans le moignon.

Les simples constatations histologiques paraissent en harmonie avec cette idée directrice. Si, par exemple, on a amputé dans le bras, on voit bientôt l'humérus être coiffé, au niveau de sa section, par un massif cellulaire qui se différencie sur place en cellules cartilagineuses formant l'ébauche de la partie diaphysaire et de l'épiphyse distale enlevées. De cette ébauche, des traînées de cellules se séparent, constituant les rudiments des futurs radius et cubitus. Les relations topographiques précoces entre l'os ancien et ce blastème formateur du nouveau squelette paraissent indiquer que celui-ci dérive de celui-là. C'est, en effet, par une prolifération du périoste que se formeraient, d'après Wendelstadt (1904), les cellules qui viennent entourer l'extrémité de l'os sectionné. C'est également du tibia sectionné que proviendraient, d'après M. A. Reed (1903), les cellules cartilagineuses qui complètent cet os et peuvent même, par prolifération latérale, reformer en partie le péroné préalablement extrait.

Mes expériences ont eu pour but de vérifier s'il était bien exact que le squelette néoformé dérivait du squelette ancien. De plus, en supposant qu'il en soit ainsi, on peut se demander si l'os, à partir duquel se ferait la prolifération cellulaire, ne posséderait pas des potentialités formatives propres, et s'il ne jouerait pas un rôle important dans la détermination de la forme et de la structure de la partie régénérée. Pour répondre à cette double question, j'ai institué deux catégories d'expériences. Dans celles de la première catégorie, j'ai pratiqué l'extirpation des os des divers segments, par exemple celle de l'humérus ou du fémur, ou des os de la jambe ou de l'avant-bras, ou bien encore j'ai supprimé la totalité du squelette d'un membre. Malgré l'absence de ce squelette, supposé être le centre de prolifération du squelette nouveau, j'ai constaté que ce dernier se formait quand même avec une très grande régularité, et aux dépens d'un blastème de nouvelle formation se différenciant sur place, et n'ayant, par conséquent, aucun rapport génétique avec le squelette ancien. Dans les expériences de la seconde catégorie, j'ai transplanté le fémur à la place de l'humérus ou vice-versa, les os de la jambe à la place de ceux de la cuisse, etc. Ces substitutions n'ont exercé aucun effet sur la morphogénie des régénérats. Dans le cas d'une section faite dans le bras, par exemple, le nouveau membre se reforme toujours de la même manière, que l'humérus soit présent ou absent, ou remplacé par un os d'une autre nature, tel qu'une côte ou un tibia.

Ces deux séries d'expériences apportent ainsi la preuve expérimentale que l'os ne joue aucun rôle dans la détermination de la morphologie du régénérat, et qu'il n'est pas non plus l'origine des nouveaux éléments squelettogènes.

En étudiant de près, par la méthode des coupes histologiques ou à l'aide de radiographies, les parties squelettiques régénérées après extraction des os anciens, j'ai été amenée à constater que cette technique de suppression du squelette constituait une méthode excellente pour étudier les potentialités régénératives des divers segments du membre. En principe, chaque segment ne possède que la capacité de régénérer les parties squelettiques des segments situés plus distalement par rapport à lui. Ces constatations ont pu être vérifiées, dans quelques cas, par la greffe, en situation anormale, de certains territoires tels que le tarse. Lorsque la régénération se fait à partir du territoire greffé, celui-ci, comprenant non seule-

ment le squelette, dont l'inaction a été démontrée, mais les parties molles dont l'importance est beaucoup plus grande, manifeste ses potentialités formatives propres dans le régénérat produit.

Ces expériences contribuent ainsi à mettre en relief cette notion de potentialités localisées dont on sait l'importance dans la mécanique du développement embryonnaire, et que l'on retrouve, sous une forme analogue, dans cette nouvelle morphogénie qui est à la base de la régénération des membres.

Ce travail comprendra trois parties. La première partie sera consacrée à démontrer la possibilité d'une régénération en l'absence du squelette. J'y étudierai la régénération à partir des divers segments dépourvus de leur squelette.

Dans la deuxième partie, j'étudierai la question des potentialités des différents territoires du membre, telle qu'elle se présente d'après les résultats de la régénération à partir des divers segments privés de squelette.

Dans la troisième partie, j'examinerai les résultats obtenus après greffes, soit d'os seuls, soit d'os avec leurs parties molles, c'est-à-dire de territoires complets. Dans le premier cas, on constatera que les os greffés suivant diverses combinaisons n'interviennent pas dans la morphogénie du régénérat, sinon parfois d'une façon purement mécanique. Dans le cas de greffes de territoires en situation hétérotopique, ceux-ci sont le point de départ d'une régénération, mettant en évidence leurs potentialités propres.

PREMIÈRE PARTIE

Rôle du squelette dans la régénération.

Chapitre premier

HISTORIQUE ET TECHNIQUE

Il est de tradition d'attribuer à Philipeaux (1866-1876) les premières expériences montrant l'importance du squelette dans la régénération. En réalité, l'idée directrice de Philipeaux est d'un caractère différent. Ayant constaté, après ablation partielle de la rate, que l'organe n'était régénéré que s'il en persistait un fragment, Philipeaux, se basant également sur ce que l'on savait de la régénération de l'œil, avait émis comme principe qu'il n'y a jamais régénération d'un organe à proprement parler — c'est-à-dire au sens d'une formation réellement nouvelle — mais plutôt un simple complétement de cet organe. Ceci avait comme corollaire qu'un organe ne doit plus régénérer s'il est totalement extirpé, et c'est ce que l'auteur s'est appliqué à démontrer.

Dans un premier travail, Philipeaux (1866) annonça que des Salamandres aquatiques (*Triton cristatus*) auxquelles il avait extirpé « non seulement le membre antérieur, y compris l'humérus tout entier, mais encore le scapulum, c'est-à-dire la portion basilaire du membre », s'étaient simplement cicatrisées, sans présenter, au bout de huit mois, aucun indice de régénération. Dans la suite, l'attention des expérimentateurs s'est surtout attachée au fait que Philipeaux enlevait l'omoplate, et c'est à l'absence de cette pièce squelettique que l'on a attribué le défaut de régénération. Toutefois, en l'absence d'aucune indication technique, il est difficile de savoir si l'auteur enlevait simplement l'omoplate ou n'extirpait pas en même temps la plus grande partie des muscles et tissus de la région. Cette réserve permet peut-être de comprendre les résultats contradictoires obtenus dans la suite.

De ses expériences, PHILIPEAUX concluait que « chez les Salamandres, les parties enlevées et en particulier les membres, ne se régénèrent que lorsqu'il en reste une portion sur place... » que « .... c'est là sans doute un fait général, au moins chez les Vertébrés, qu'aucun organe ne peut se régénérer qu'à la condition qu'il en reste une partie sur place ».

L'année suivante, PHILIPEAUX (1867) communiquait à l'Académie des Sciences les résultats de recherches similaires entreprises sur l'Axolotl. A cinq de ces animaux, il avait extirpé le membre antérieur, y compris le scapulum, et aucun d'eux ne présenta de régénération; à cinq autres individus, il avait simplement amputé le bras au ras de l'épaule, laissant en place « non seulement le scapulum, mais encore la tête de l'humérus ». Tous régénérèrent. Il est significatif qu'ici encore PHILIPEAUX parle de scapulum et d'humérus pour désigner l'ensemble des parties constituées par l'épaule et la partie proximale du bras.

Peu après, PHILIPEAUX rapportait les résultats d'expériences semblables faites sur les nageoires abdominales de Goujons (*Gobio*). Comme l'avait déjà indiqué BROUSSENET, il n'y a régénération de l'organe que si l'on a laissé en place la partie basilaire; l'extirpation de cette partie « avec tous les osselets qui la supportent » entraîne l'absence de régénération. Aussi PHILIPEAUX renouvelle-t-il ses conclusions: 1° C'est un fait général, au moins chez les animaux Vertébrés, qu'un organe enlevé complètement ne peut jamais se régénérer. 2° La régénération d'un organe ne peut se faire qu'à la condition qu'une partie de cet organe ait été laissée sur place.

Cependant, un autre expérimentateur, LEGROS [1], ayant effectué des expériences semblables, était, au contraire, arrivé à la conclusion qu'après ablation de l'omoplate les Tritons sont encore capables de régénérer complètement le membre extirpé. En 1874, peu après la mort de cet auteur, ONIMUS présentait à la Société de Biologie des animaux auxquels LEGROS avait extirpé l'omoplate et qui cependant avaient régénéré leur patte.

[1] Dans son travail de 1876, PHILIPEAUX dit que « Monsieur le Professeur ROBIN a communiqué les expériences de LEGROS à l'Académie des Sciences »; cette communication a dû avoir lieu postérieurement au premier travail de PHILIPEAUX (1866), car ce dernier déclare que « LEGROS, après avoir répété mes expériences, avait été conduit à dire que ma conclusion était trop absolue... ». Cependant, il n'y a aucune communication de LEGROS sur ce sujet à l'Académie des Sciences dans la période comprise entre 1866 et 1876.

En présence de ce résultat contraire à ses précédentes conclusions, et qu'il attribuait au fait que LEGROS aurait fait une extirpation incomplète de la ceinture, PHILIPEAUX (1876) entreprit une nouvelle série d'expériences. Il extirpa complètement le membre antérieur et les os basilaires à vingt Salamandres aquatiques. Dans 18 cas, il n'y eut aucune régénération, mais deux animaux firent exception. Six mois après l'opération, l'un présentait un membre entièrement régénéré, l'autre un rudiment de reproduction de ce membre. PHILIPEAUX mit ces deux résultats sur le compte d'une extirpation incomplète du scapulum. Dans une deuxième série de vingt Salamandres, opérées en janvier 1875 et ayant subi une extirpation absolument totale, le membre enlevé ne se trouva reproduit chez aucune d'entre elles, même d'une façon rudimentaire, plus d'un an après l'opération.

Inversement, en juillet 1875, PHILIPEAUX pratiqua à nouveau l'extirpation du membre sur vingt animaux, en laissant intentionnellement un très petit fragment du scapulum en place. Il y a eu régénération, sauf dans quatre cas, ce que l'auteur explique en admettant que, dans les quatre cas exceptionnels, la petite partie du scapulum laissée a dû être détruite ou éliminée pendant le travail de cicatrisation de la plaie. De cette série, PHILIPEAUX conclut « qu'il suffit de laisser en place une parcelle de scapulum pour qu'il puisse se faire une régénération complète du membre extirpé ». Cette dernière conclusion paraît mettre en jeu, d'une façon plus directe, le rôle de l'os dans la régénération et c'est ainsi que, par déduction, il est resté entendu pendant longtemps, et sur la foi des expériences de PHILIPEAUX, que la présence d'un morceau d'os était nécessaire à la régénération de la patte, et par voie de conséquence, que le nouveau squelette devait vraisemblablement dériver de l'ancien.

Le désaccord entre PHILIPEAUX et LEGROS s'explique peut-être par une différence de technique, mais, comme il n'a été donné aucun renseignement sur les méthodes utilisées, il est difficile de se faire une opinion. Il est cependant vraisemblable que PHILIPEAUX n'opérant certainement pas aseptiquement (eu égard à l'époque) et ne faisant pas de suture — cemme cela paraît résulter d'une phrase où il indique que dans certains cas la partie de scapulum laissée en place a été « détruite ou éliminée pendant le travail de cicatrisation » — la plaie a dû être l'objet d'infection et de nécrose consé-

cutive, amenant l'élimination des parties molles de l'épaule, c'est-à-dire en fait l'élimination complète de la partie basilaire du territoire patte. Ces expériences se rattacheraient directement à l'idée développée récemment par Guyénot (1926), que des organes, tels que la queue ou le membre, ne sont susceptibles d'être régénérés que dans la mesure où il reste un fragment de ce territoire, l'organisme étant, à ce point de vue, une mosaïque de territoires à potentialités différentes. C'est ce fait que Guyénot et Vallette (1926) ont établi expérimentalement pour la régénération du nez et du museau.

Les recherches beaucoup plus récentes de Wendelstadt (1901) portent directement sur la régénération des os et sur le rôle du squelette primitif dans la formation du squelette nouveau. Ses expériences, effectuées sur l'Axolotl, ont consisté à rechercher dans quelles conditions un os extrait pouvait être reconstitué, par véritable régénération interne, à l'intérieur d'un membre non amputé. L'auteur ne pense pas que ces conditions soient fondamentalement différentes de celles réalisées par la simple amputation. Il admet, en effet, que l'animal ne pouvant plus se servir de sa patte, il résulte de l'extraction des pièces squelettiques un trouble fonctionnel équivalent à celui provoqué par l'amputation et que, par suite, en théorie, il devrait y avoir, dans les deux cas, régénération. Il est bien certain que ce raisonnement nous apparaît aujourd'hui paradoxal. L'extraction d'un os, à l'intérieur d'un segment de membre dont toutes les parties molles sont restées intactes et dans leurs rapports normaux avec les segments adjacents, ne réalise nullement les mêmes conditions qu'une amputation. A ce point de vue, la distinction établie par A. Naville (1922) est d'un intérêt primordial. La réparation d'un os à l'intérieur d'un membre, par ailleurs intact, est un simple phénomène de régénération histologique et n'a que de lointains rapports avec l'ensemble des processus de régénération organogénétique qui aboutissent à la reconstitution d'une patte amputée. Rien ne prouve *à priori* que, pour le rétablissement du squelette, le mécanisme soit le même dans les deux cas, et c'est ce qui explique que les conclusions que Wendelstadt a pu tirer de ses recherches et qu'il a cru pouvoir généraliser, nous apparaissent aujourd'hui entachées d'inexactitude.

Les expériences de Wendelstadt ont consisté dans la résection

des deux os de l'avant-bras, sans lésion de l'humérus ou du carpe. Chez quatre animaux, l'avant-bras dépourvu d'os se raccourcit, mais au bout de 15 à 18 mois il n'y avait pas trace de régénération des os extraits. De même, dans un cas où seul le cubitus avait été extrait, cet os ne fut nullement reformé. Par contre, chez un Axolotl, où un fragment de cubitus était resté en place, cet os fut partiellement réparé, tandis que le radius, dont l'extirpation avait été complète, ne fut en aucune manière reconstitué.

Dans les conditions où Wendelstadt s'est placé, la régénération d'un os n'est donc possible que s'il est resté en place un fragment de l'os primitif. C'est ce que l'auteur montre en enlevant à trois animaux le radius et le cubitus, mais en laissant intentionnellement les extrémités épiphysaires distales. Dans ces conditions, il se fait un complétement, toujours partiel il est vrai, des deux fragments osseux, par une régénération en direction centripète. Un cas, dans lequel l'humérus avait été lésé au cours de l'opération, met aussi en évidence cette relation entre l'ancien et le nouveau squelette: il y eut, en effet, régénération d'un deuxième avant-bras et d'une deuxième main.

De ces quelques expériences, Wendelstadt a conclu que les tissus restés en place, autres que l'os et le cartilage primitifs, sont incapables de produire du cartilage ou de l'os, que ces parties ne peuvent être régénérées qu'à partir de cellules osseuses et cartilagineuses. Il y aurait là un nouvel exemple de la loi de régénération similaire d'un tissu par le tissu de même nature. Wendelstadt (1904), qui a considéré ses conclusions comme s'appliquant aussi au cas de la régénération organogénétique, a cherché à les vérifier par l'étude histologique de la régénération normale après amputation du membre.

Ayant amputé des Tritons et des Axolotls, il procéda à des fixations successives de 8 heures en 8 heures, jusqu'à 264 heures. Voici ce qu'il a constaté. Il se produit, après amputation, une cicatrisation épithéliale mais, par suite de la rétraction des parties molles, l'os fait saillie au centre de la plaie. L'auteur observe ensuite une infiltration de petites cellules de provenance indéterminée qui se multiplient rapidement. A ce moment, il se produit une forte résorption des parties terminales périphériques de l'os blessé, due à ces cellules immigrées qui le rongent, plusieurs d'entre elles se fusionnant parfois en cellules géantes. Puis le périoste

s'épaissit, il s'en détache des cellules cartilagineuses en grand nombre qui sont poussées en avant et entourent l'extrémité d'un revêtement en forme de massue. C'est dans ce blastème que se passeront les phénomènes de groupement et d'orientation qui aboutiront à la formation d'os distincts (Triton). La régénération du cartilage, par contre, se fait directement par prolifération des cellules cartilagineuses (Axolotl), alors que, dans l'os, c'est le périoste et non l'os lui-même qui intervient.

Peu après les recherches de WENDELSTADT, qu'elle vérifia et confirma en partie, M. A. REED (1903) reprit l'étude du problème par une méthode un peu différente. Ses expériences les plus importantes ont consisté à pratiquer l'extraction du péroné, suivie d'une amputation de la jambe à travers le tibia. Dans 4 cas, l'expérience, faite sur *Spelerpes ruber*, a abouti à la régénération d'un pied complet; de plus, le tibia sectionné aurait proliféré des cellules cartilagineuses qui ont non seulement constitué sa partie terminale, mais encore reformé l'extrémité distale du péroné. L'auteur ne met pas un instant en doute que le squelette nouveau ne dérive, dans ce cas de régénération vraie, de la prolifération de l'os sectionné resté en place.

Il faut arriver aux recherches de C. FRITSCH (1911), qui ne sont d'ailleurs parvenues à ma connaissance qu'alors que mon travail était déjà commencé, pour se trouver en présence d'expériences ayant placé le problème sur son terrain véritable. Le travail de FRITSCH est à ce point de vue fondamental; sa méthode a consisté à supprimer entièrement le squelette et à faire suivre cette opération de l'amputation, condition essentielle à la mise en train de la régénération organogénétique. Les expériences ont été faites sur des larves de Salamandres et de Tritons auxquelles l'auteur extrayait toute la ceinture scapulaire, après quoi il amputait le membre au ras de l'épaule. Dans ces conditions, il obtint la formation d'un bras complet, pourvu de pièces squelettiques. Ceci montre que le nouveau squelette ne dérive pas de l'ancien, mais se constitue sur place, aux dépens d'un matériel de cellules embryonnaires dont l'origine est incertaine et qui constituent la plus grande partie du bourgeon de régénération qui apparaît rapidement après l'amputation. Ces conclusions sont donc inverses de celles des auteurs précédents; elles sont conformes à celles que COLUCCI (1886) avait tirées de simples observations histologiques. Le désaccord entre les

résultats de Fritsch et ceux de ses prédécesseurs tiendrait, selon lui, à ce que ces derniers ont travaillé sur des animaux trop âgés. Bien que les recherches de Fritsch aient résolu le problème au point de vue théorique, il restait donc intéressant de rechercher si, même chez les animaux adultes, tels que le Triton, un nouveau squelette pourrait aussi se former dans un membre privé de ses pièces osseuses.

Mes recherches, commencées en 1922-1923, me permirent d'annoncer une partie des premiers résultats dans une note publiée en décembre 1923. Je constatais alors qu'après ablation du fémur ou de l'humérus (11 cas) il y a encore régénération, aux dépens du bras ou de la cuisse sectionné, d'un avant-bras et d'une main, ou d'une jambe et d'un pied avec un squelette complet et de nouvelle formation. Pour éliminer l'objection d'après laquelle les éléments squelettogènes pourraient provenir de la ceinture, j'ai refait une deuxième série d'essais (4 cas) dans lesquels j'extrayais à la fois l'humérus et la ceinture scapulaire; ici encore, je constatais la régénération d'une patte aux dépens du bras amputé, avec un squelette complet. Toutefois, je notais déjà que le squelette régénéré ne comprenait que les os des segments zeugopodique et autopodique, ce qui permettait de poser la question des potentialités propres aux divers segments du membre.

Ce n'est qu'après la publication de ces premiers résultats que j'ai eu connaissance d'une note faite sur le même sujet à l'Académie des Sciences de Vienne par P. Weiss, et parue le 30 novembre 1922. Dans ce travail préliminaire, l'auteur annonçait qu'ayant pratiqué sur *Triton cristatus* l'ablation du scapulum et de l'humérus et l'amputation dans le bras, il avait observé aussi la régénération de la patte avec un squelette nouveau. Bien que l'auteur n'ait pas alors indiqué le nombre de ses opérations, il semble résulter de la lecture d'un travail ultérieur qu'il avait fait seulement 4 essais, au cours desquels le bras avait été amputé une fois distalement, deux fois au tiers moyen, une fois proximalement. Il a obtenu des résultats semblables, dans une deuxième série, après extraction de l'humérus seul.

Il est certain que P. Weiss a sur moi une indiscutable priorité de publication. J'ai été personnellement très satisfaite de voir, après coup, que les recherches que j'avais entreprises m'avaient conduite aux mêmes résultats que ceux obtenus par Fritsch en

1911 et par P. Weiss, l'année précédente. C'est surtout lorsque des faits ont été l'objet d'opinions contradictoires que la similitude des résultats obtenus, d'une façon indépendante, par trois chercheurs différents est une bonne preuve de leur valeur véritable. Dans les *Berichte für die gesamte Physiologie*, P. Weiss a rendu compte de ma note préliminaire d'une façon plus que succincte, en déclarant que je n'avais fait que confirmer ses résultats. Je n'avais pas à confirmer des résultats que je ne connaissais pas; ceux-ci étaient, d'ailleurs, basés sur un nombre si faible d'expériences qu'il n'apparaît pas superflu aujourd'hui de les avoir soumis à une sérieuse vérification.

Il ne faut d'ailleurs pas perdre de vue que si l'on ne tient compte que de l'ordre chronologique des publications, les recherches de P. Weiss, comme les miennes, ne font que confirmer les résultats du travail fondamental de Fritsch, que Weiss omet soigneusement de citer [1]. J'aurai, lors de la discussion relative à la question des potentialités des divers segments du membre, à revenir sur les publications ultérieures de P. Weiss.

A la question générale du rôle joué par le squelette dans la formation des os nouveaux, se rattachent aussi les observations faites par Morrill (1918) sur *Diemyctylus viridescens*. Cet auteur, qui a fait diverses expériences ayant trait à la néoformation histologique de parties squelettiques, a fait une bonne description des phénomènes histologiques au cours de cette régénération. Il constate que l'on peut distinguer deux ordres de faits. D'une part, le fémur, après section du membre au niveau du genou par désarticulation, présente des phénomènes de résorption de la matière du cartilage épiphysaire, tandis que les cellules cartilagineuses de cette extrémité contribuent à former une masse cartilagineuse axiale du côté de la diaphyse. De plus, le périoste diaphysaire prolifère des cellules qui constituent un manchon autour de l'extrémité de la diaphyse. Tandis que se forme, aux dépens de l'os ancien, un tissu qui servira à le compléter, un nouveau squelette qui donnera le pied et la jambe s'ébauche à l'intérieur d'un blastème formé d'élé-

[1] Dans son mémoire de 1925, P. Weiss omet de citer mon travail de 1923, qu'il connaît cependant puisqu'il en a fait un compte-rendu. De même, en ce qui concerne les potentialités des régénérats, cet auteur cite le travail de Milojevic (1923), mais passe sous silence celui de P. de Giorgi (1923), paru la même année et qu'il connaît. Le lecteur appréciera.

ments embryonnaires qui n'ont pas de lien génétique avec l'os resté dans le moignon. Il y a donc coexistence de deux processus: un processus de complétement de l'os primitif, qui se fait aux dépens d'éléments provenant de cet os lui-même, et un processus, comparable à un véritable développement embryonnaire nouveau, qui aboutit à la régénération des parties squelettiques plus distales. C'est évidemment ce dernier mécanisme qui doit seul intervenir dans mes expériences où la régénération se fait à partir d'un membre dépourvu de son squelette primitif. On voit aussi que la contradiction entre les recherches de WENDELSTADT et celles de FRITSCH n'est probablement qu'apparente. Dans la régénération à l'échelle histologique, l'os sectionné a régénéré par lui-même plus ou moins totalement. Dans la régénération après amputation, à l'échelle organogénétique, les parties squelettiques nouvelles proviennent d'une différenciation à l'intérieur d'un blastème formateur, et sont engendrées de toutes pièces, que le squelette proximal soit présent ou non.

Les autres expériences de MORRILL ont trait surtout aux phénomènes de régénération histologique de l'os, tels que les avait étudiés WENDELSTADT. Il arrive aux résultats suivants. Si un seul os de la jambe, le péroné, est entièrement extrait, il n'est pas reformé, ni par prolifération du tibia, ni aux dépens des éléments squelettiques proximaux ou distaux, même si l'un de ceux-ci a été blessé (l'épiphyse fémorale par exemple).

Par contre, si les deux os de la jambe ont été totalement extraits, ils sont remplacés par de nouveaux éléments, qui sont cependant toujours irréguliers et incomplets. L'origine de ces nouvelles parties n'a pas été définitivement déterminée. Quand un os (péroné) et le pied ont été enlevés (amputation), sans qu'aucun des autres éléments du squelette ait été blessé, un nouveau pied complet est régénéré à partir de l'extrémité distale de l'os de la jambe conservé (tibia), puis il se produit une régénération centripète, lente et souvent partielle, de l'os qui avait été extirpé. D'après MORRILL, WENDELSTADT généraliserait trop en affirmant la nécessité d'éléments osseux pour qu'il y ait régénération. Il est vrai que si un seul os de la jambe est extrait, ou encore les parties proximales des deux os zeugopodiques (radius, cubitus, WENDELSTADT), il ne se produit pas de régénération de ces os à partir de l'épiphyse du fémur restée intacte. Dans le premier cas, la pression

exercée par l'os conservé sur les surfaces articulaires du fémur et des os tarsiens pourrait empêcher une régénération à partir de ces points. Dans le deuxième cas, la nouvelle croissance centripète à partir des os blessés conservés, qui est toujours plus rapide qu'à partir d'os intacts, peut remédier assez vite à l'absence d'os pour arrêter toute tendance régénérative à partir de l'épiphyse humérale. L'auteur a soin de déclarer que ceci n'est d'ailleurs qu'une tentative d'explication.

Matériel et technique.

Pour effectuer mes expériences, je me suis servie principalement de *Triton cristatus* de race italienne. Les *T. cristatus* originaires d'Allemagne s'accommodent moins facilement de la vie en captivité et demandent à être nourris individuellement, faute de quoi ils ne s'alimentent pas et maigrissent rapidement. Le *Triton alpestris* est facile à élever, mais semble un matériel moins favorable à l'opération en raison de sa taille plus petite et de la minceur de sa peau. Le Triton italien, par contre, supporte très bien la captivité ainsi que les interventions opératoires. Il mange très volontiers la viande qui lui est jetée en petits morceaux au fond du cristallisoir, de sorte que son élevage ne présente aucune difficulté.

Les animaux sont narcotisés dans une solution d'éther à 5 %. Ils s'endorment au bout de peu de minutes et sont alors lavés à l'eau stérilisée à laquelle on ajoute un peu d'eau oxygénée. Puis ils sont placés sur un champ d'opération qui a été stérilisé à l'autoclave. L'opération se fait aseptiquement et sous la loupe binoculaire. La méthode générale consiste à pratiquer au bistouri une incision sur la face dorsale du membre. Les lèvres de la plaie écartées, l'os est dépouillé des muscles adhérents laissés en place, et ses épiphyses soigneusement extraites des capsules articulaires à l'aide d'un instrument non tranchant, de façon à ne pas léser les os conservés. Les tissus environnants sont respectés autant que possible, surtout les nerfs et les grands vaisseaux, et, si l'animal est bien endormi, les hémorragies sont très rares et l'opération ne présente aucune difficulté. La plaie est refermée par quelques points

de suture (aiguille et soie stériles), et l'animal est introduit dans un des sacs stérilisés qui ont été décrits en détail par M[lle] K. PONSE [1]. Les points de suture peuvent être enlevés au bout de peu de jours, et l'animal, complètement guéri, est remis dans l'eau après une semaine environ. Malgré toutes les précautions, j'ai eu parfois des infections du membre opéré, surtout si l'extraction avait intéressé le membre tout entier (fémur, tibia, péroné, tarse), la plaie étant alors très longue et le traumatisme considérable. Ceci est spécialement vrai pour la patte postérieure désossée qui, molle et paralysée, traîne en arrière, passe sous le corps de l'animal et est facilement souillée. Si l'amputation du membre infecté est faite à temps, l'animal s'en tire sans dommage; au contraire, si on s'efforce de sauver le membre opéré (applications de dermatol, etc.), il se déclare en général une gangrène pouvant entraîner la mort du Triton. Les amputations se font aux ciseaux, sauf dans les cas où elles suivent de près la guérison de la plaie; il faut alors se servir du scalpel sous peine de voir la plaie se rouvrir. L'amputation ne nécessite pas de précautions spéciales, les animaux peuvent être remis directement à l'eau et l'hémorragie s'arrête très rapidement. Les Tritons remis en cristallisoir après une opération doivent, pendant quelque temps, être étroitement surveillés au moment des repas, car dans leur excitation ils se mordent fréquemment, ce qui peut être funeste à un membre opéré.

A côté des extirpations soigneuses décrites plus haut, j'ai effectué quelques opérations par simple arrachement de l'os. Ceci s'applique à certaines extractions d'humérus et de fémur. Le membre était amputé au-dessus du coude ou du genou, puis l'os faisant saillie au centre de la section était saisi avec les pinces et arraché par traction. L'os sort très bien ainsi, avec son épiphyse intacte. L'inconvénient de ce procédé brutal consiste en ce qu'il pourrait provoquer une lésion de la capsule articulaire, pouvant devenir le point de départ d'une prolifération. Aussi ne m'en suis-je servie qu'exceptionnellement, et seulement après avoir acquis la certitude que les os régénérés ne provenaient pas d'éléments osseux

[1] 1924. PONSE (K.). *L'organe de Bidder et le déterminisme des caractères sexuels secondaires du Crapaud (Bufo vulgaris L.)*. Revue Suisse de Zoologie, Vol. 31, p. 177-336.

anciens. Du reste, les résultats obtenus de cette manière n'ont différé en aucune façon de ceux que j'ai obtenus par la méthode décrite précédemment.

Chapitre II.

LA RÉGÉNÉRATION EN L'ABSENCE DU SQUELETTE.

Ainsi que je l'ai indiqué dans la partie historique, la question de savoir si une patte peut encore être régénérée à partir d'un segment dépourvu de squelette a été pratiquement résolue par Fritsch, dont les résultats ont été confirmés par Weiss.

Dans le but de vérifier les résultats de Fritsch et de les étendre, j'ai entrepris une série d'expériences dans lesquelles j'ai enlevé diverses pièces osseuses et étudié les possibilités de régénération des segments ainsi privés de leur squelette. Dans cette première partie, je me contenterai de noter s'il y a eu régénération ou non, et d'indiquer l'aspect extérieur du régénérat; les détails du squelette régénéré seront ultérieurement précisés.

Pour plus de commodité, j'userai des termes suivants pour désigner les divers segments du membre:

Segment basilaire . . .	Epaule ou bassin
Stylopode	Bras ou cuisse
Zeugopode	Avant-bras ou jambe
Autopode	Main ou pied

Bien que ces termes servent habituellement à dénommer les pièces squelettiques du membre, je les emploierai ici pour désigner l'ensemble du segment. Par voie de conséquence, je considérerai l'os du segment stylopode, par exemple, comme étant l'os stylopodique (humérus ou fémur).

J'ai effectué les séries d'expériences suivantes:

A. *Amputations dans le Stylopode (cuisse ou bras).*

I. Extraction du fémur.
II. Extraction de l'humérus.
III. Extraction de la ceinture scapulaire et de l'humérus.

B. *Amputations dans le Zeugopode (jambe ou avant-bras).*

I. Extraction du tibia et du péroné.
II. Extraction du radius et du cubitus.
III. Extraction du fémur, du tibia et du péroné.
IV. Extraction de l'humérus, du radius et du cubitus.
V. Extraction de la ceinture scapulaire, de l'humérus, du radius et du cubitus.

C. *Amputations dans l'Autopode (pied ou main).*

I. Extraction du tibia, du péroné et des os du tarse.
II. Extraction du radius, du cubitus et des os du carpe.
III. Extraction du radius ou du cubitus, et des os du carpe.
IV. Extraction du fémur, du tibia, du péroné et des os du tarse.
V. Extraction de l'humérus, du radius, du cubitus et des os du carpe.
VI. Extraction de la ceinture scapulaire, de l'humérus, du radius, du cubitus et des os du carpe.

D. *Extraction de la ceinture scapulaire et amputation au ras de l'épaule.*

Série A. Amputations dans le Stylopode (cuisse ou bras).

Série A I. Extraction du fémur et amputation dans la cuisse désossée (fig. I A).

1re *série.* — 5 Tritons ont été opérés le 6 février 1923 et amputés le même jour. Tous ont régénéré la jambe et le pied; l'un d'eux présente trois doigts supplémentaires, alors que deux autres n'ont formé que quatre doigts. Le segment zeugopodique, bien que présent effectivement, ainsi que cela ressortira plus tard de l'examen des radiographies, est pratiquement indistinct du moignon [1], chez deux des animaux. Chez tous les animaux, la patte témoin (patte postérieure droite dont le squelette est intact), amputée dans la cuisse, a régénéré normalement. Le membre opéré est très raccourci par rapport au membre témoin, ce raccourcissement pouvant atteindre la moitié de la longueur totale.

[1] Dans tous les cas de ce genre, je signalerai cette disposition en indiquant que ce segment est inclus dans le moignon.

2[me] *série.* — 6 Tritons subissent l'extraction du fémur le 15 mai 1923 et l'amputation 8 jours plus tard, lorsque la plaie est pratiquement guérie. Trois d'entre eux ont régénéré la jambe et le pied [1]; le régénérat témoin est normal. Deux autres, très amaigris, n'ont

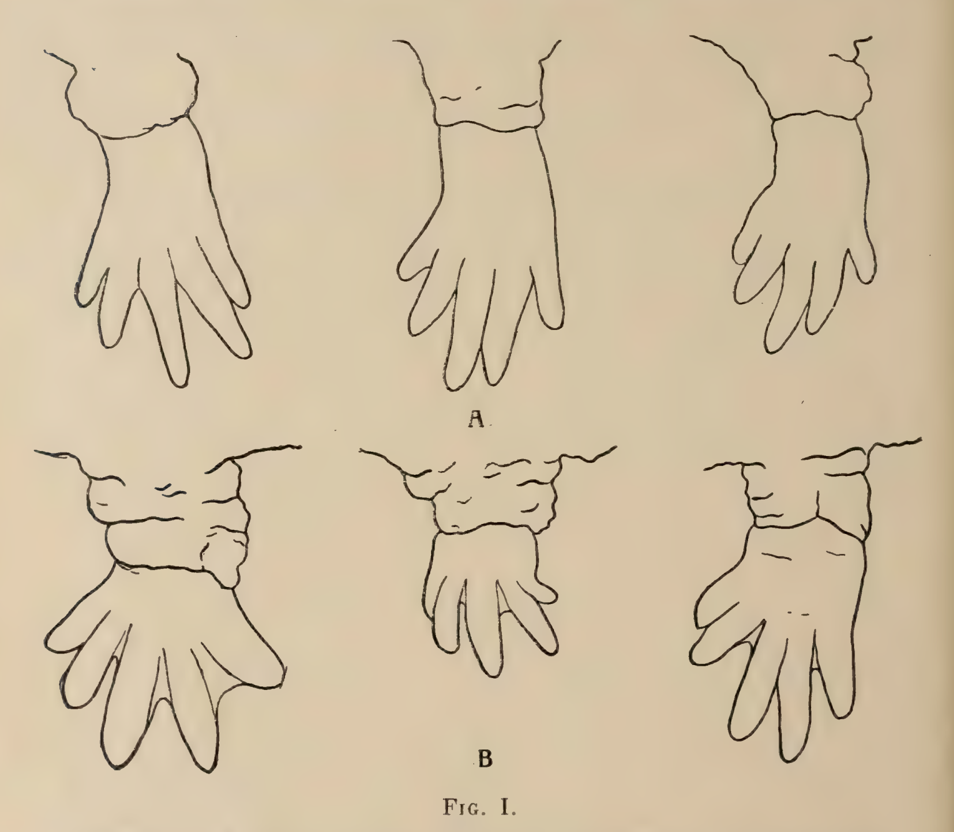


Fig. I.

Contours de 3 pattes en régénération après extirpation du fémur et amputation dans la cuisse (A); contours de 3 pattes en régénération après extraction des os fémur, tibia et péroné et amputation dans la jambe (B).

régénéré que le pied, qui paraît directement attaché au corps par le fait d'une résorption presque complète du moignon. Chez l'un de ces animaux, le membre régénéré témoin est également très grêle. Le sixième enfin n'a pas régénéré, le moignon s'est complète-

[1] Dans le cours de ce chapitre, l'indication des segments régénérés est celle qui résulte de la seule morphologie externe du régénérat. Des précisions plus rigoureuses seront apportées dans la deuxième partie.

ment résorbé, l'animal est squelettique et le membre témoin, bien qu'ayant régénéré, n'a produit qu'un régénérat mince et grêle.

3me *série.* — 4 Tritons, opérés le 8 octobre 1923 et amputés immédiatement après guérison, ont régénéré la jambe et le pied. Trois d'entre eux ne présentent que 4 doigts. Chez deux animaux, le segment zeugopodique régénéré est inclus dans le moignon.

4me *série.* — 10 Tritons subissent, le 22 mars 1924, l'extraction de l'os fémur et en même temps celle d'une partie des muscles de la cuisse, dans le but de voir si cette perte de substance aurait une influence sur la morphologie du régénérat. Ils ont été amputés immédiatement après guérison. Huit animaux ont régénéré la jambe et le pied; l'un d'eux a régénéré 6 doigts. Chez deux autres, le segment zeugopodique est inclus dans le stylopode désossé. Un animal est mort trois mois après l'opération, n'ayant encore reformé qu'un bourgeon. Le dixième Triton n'a pas régénéré; le moignon a été complètement résorbé.

5me *série.* — 7 Tritons, opérés en décembre 1923, subissent une greffe de muscles du bras à la place du fémur extrait par arrachement (sans incision). Le but de cette intervention était d'étudier l'action éventuelle de ces parties molles greffées, et d'examiner si elles ne posséderaient pas une potentialité régénérative propre. (Les muscles de la cuisse ont été soigneusement respectés.) Il ne semble pas que ces tissus aient influé en aucune façon sur la morphogénie du régénérat, sauf peut-être dans un cas, et ces animaux peuvent être considérés comme ayant simplement subi l'extraction du fémur. Tous les animaux ont régénéré la jambe et le pied. Chez un animal, amputé haut, le segment stylopodique a été en outre régénéré, le moignon ne se distinguant plus du régénérat. Chez deux autres Tritons, la base, bien qu'encore distincte, est très réduite, et une partie du segment stylopodique a été reformée. Quatre Tritons n'ont régénéré que 4 doigts. Enfin, chez deux Tritons, le segment zeugopodique régénéré est inclus dans le moignon. L'un de ceux-ci est précisément l'animal exceptionnel mentionné plus haut; à côté du pied régénéré, il a formé un deuxième bourgeon qui ne s'est pas développé par la suite. On ne saurait tirer de conclusions de ce cas isolé.

6me *série.* — 8 Tritons subissent, le 8 juin 1924, la même opération que les animaux de la 5me série. Ils sont tous amputés quelques jours après l'opération. Tous les animaux ont régénéré la jambe

et le pied. L'un d'eux, qui n'avait pas encore régénéré le 5 octobre, a été réamputé à cette date et a régénéré normalement par la suite.

En résumé, sur 40 animaux opérés, 38 ont régénéré. L'un des deux animaux faisant exception était squelettique et le moignon désossé avait complètement disparu. L'autre, qui avait subi l'extraction des muscles de la cuisse, était en bon état, mais ici encore le moignon a été complètement résorbé. Un animal a régénéré le stylopode, tous les autres n'ayant reformé que le zeugopode et l'autopode. Chez 9 d'entre eux, le segment zeugopodique régénéré était indistinct, pratiquement contenu à l'intérieur même du moignon.

Série A II. Extraction de l'humérus et amputation dans le bras désossé (figure III A).

1re *série*. — 14 Tritons, opérés le 28 juin et le 1er juillet 1924, ont été amputés au milieu du bras désossé. Treize d'entre eux ont régénéré, dix reformant une partie du bras, l'avant-bras et la main, deux régénérant l'avant-bras et la main seulement; le 13me est mort alors qu'il n'avait encore régénéré qu'un simple bourgeon. Le 14me animal n'avait pas encore régénéré trois mois après l'opération, quand il mourut. La base a été résorbée. Chez cet animal, le côté témoin n'avait encore formé qu'un bourgeon, tandis que tous les autres animaux avaient déjà complètement régénéré à ce moment.

2me *série*. — 15 Tritons ont été opérés le 28 juin et le 1er juillet 1924. L'humérus a été extrait par simple arrachement (sans incision), l'amputation ayant été pratiquée au milieu du bras. Sept Tritons ont régénéré une partie du bras, l'avant-bras et la main; six n'ont régénéré que l'avant-bras et la main; un animal est mort n'ayant régénéré qu'un bourgeon; deux animaux enfin n'ont pas régénéré (les membres témoins avaient été régénérés normalement).

3me *série*. — 5 Tritons subissent, le 10 juillet 1924, l'extraction de l'humérus. L'amputation a été pratiquée immédiatement après guérison. Ils ont tous régénéré, trois d'entre eux une partie du stylopode, le zeugopode et l'autopode, les deux autres le zeugopode et l'autopode.

4me *série*. — En janvier 1925, 75 Tritons subissent l'extraction très soigneuse de l'humérus. L'amputation a été pratiquée, après

guérison, au bas du moignon désossé. Il y eut 74 cas de régénération du zeugopode et de l'autopode. Un seul Triton n'a pas régénéré (le membre témoin a régénéré).

En résumé: Sur 109 animaux opérés, il y a eu 105 régénérations. Certains animaux ont régénéré tardivement. Dans les cas où l'amputation a été pratiquée vers le haut du segment stylopodique, la plus grande partie de ce segment ainsi que le zeugopode et l'autopode ont été reformés. Un grand nombre d'animaux ont été amputés à mi-hauteur du segment désossé (séries 1 et 2), et ont alors

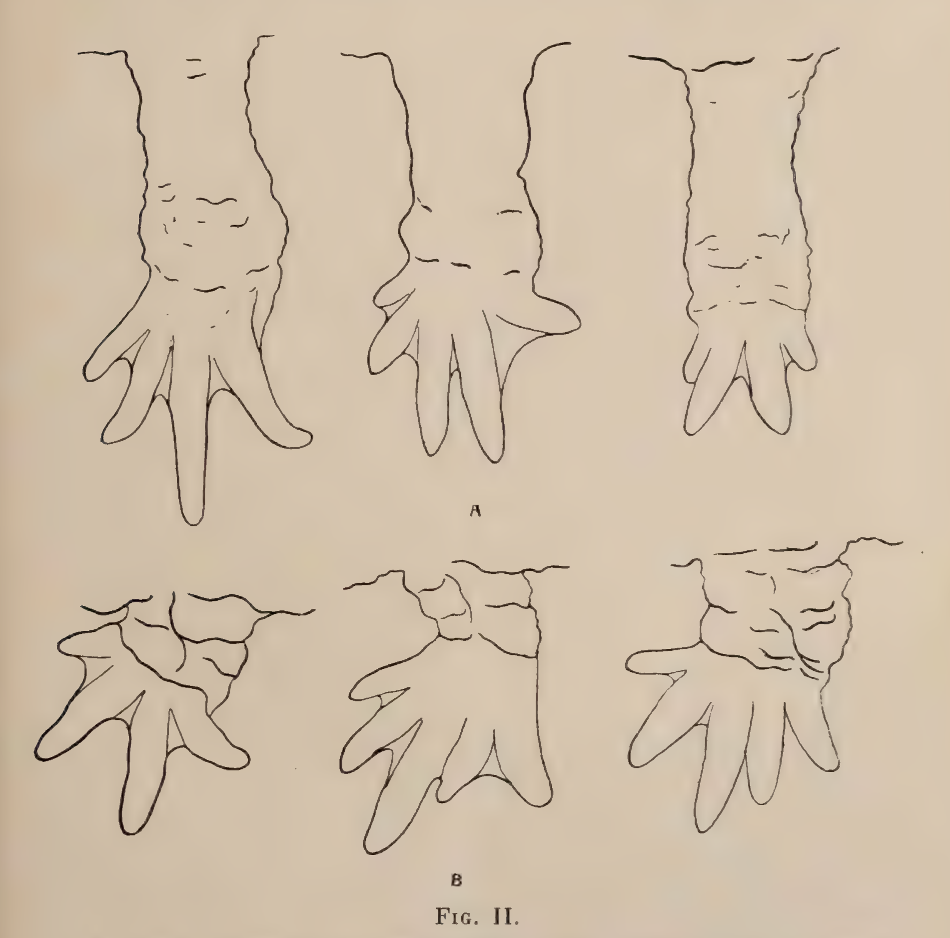


Fig. II.

A, Pattes postérieures en régénération après extraction des os tibia, péroné et du tarse, avec amputation dans le pied. — B, Pattes postérieures en régénération, après extraction des os fémur, tibia, péroné et du tarse, avec amputation dans le pied.

régénéré une partie plus ou moins grande de ce segment ainsi que les deux segments distaux. Tous les animaux de la 4me série, amputés à l'extrémité distale du bras désossé, ainsi que neuf animaux appartenant aux autres séries, n'ont régénéré que l'avant-bras et la main.

Enfin quatre Tritons n'ont pas régénéré. Dans deux cas, le côté témoin a présenté une régénération tardive, chez les deux autres elle fut normale. Chez deux de ces individus, l'humérus avait été extrait par arrachement.

Série A III. Extraction de la ceinture scapulaire et de l'humérus avec amputation dans le bras désossé (fig. III E).

1re *série*. — 3 Tritons subissent, le 6 juin 1923, l'extraction de l'humérus et de la ceinture scapulaire. L'amputation a été pratiquée quelques jours après à mi-hauteur du stylopode désossé. Ils ont tous trois régénéré l'avant-bras et la main.

2me *série*. — 3 Tritons, opérés le 8 octobre 1923 et amputés dans le bras immédiatement après guérison, ont régénéré l'avant-bras et la main. L'un d'eux a en outre reformé une partie du stylopode.

3me *série*. — 10 Tritons, opérés entre le 19 janvier et le 9 février 1924, ont tous été amputés le 19 mars 1924 dans le bras désossé. Tous ces animaux ont régénéré l'avant-bras et la main. L'un d'eux, qui avait été amputé vers le haut du segment désossé, a régénéré en outre un bras complet, la base n'étant plus distincte. Deux autres ont reformé une partie du bras.

4me *série*. — 12 Tritons subissent, le 17 mars 1924, l'extraction de la ceinture scapulaire et de l'humérus. Ils sont amputés dans le bras désossé dès que la plaie est guérie. Le 22 septembre, neuf Tritons ont régénéré l'avant-bras et la main, deux d'entre eux ayant en outre reformé une partie du bras. Les trois autres, qui n'avaient pas régénéré, ont été réamputés à cette date. L'un d'eux régénéra par la suite les segments zeugopodique et autopodique; un autre mourut, n'ayant encore reformé qu'un bourgeon. Le troisième animal ne régénéra pas (le côté témoin ayant régénéré).

En résumé: Sur 28 animaux opérés, un seul ne régénéra pas, malgré une réamputation. 2 autres Tritons ne présentèrent de régénération qu'après avoir été réamputés 6 mois après l'opération. 20 Tritons ont régénéré le zeugpode et l'autopode; 5 animaux reformèrent une partie du stylopode en plus des deux segments

distaux; un animal, amputé au haut du segment désossé, a régénéré les trois segments.

Résumé de la série A.

Sur 177 animaux ayant subi l'extraction de l'os du stylopode avec amputation dans ce segment désossé, 170 ont régénéré (7

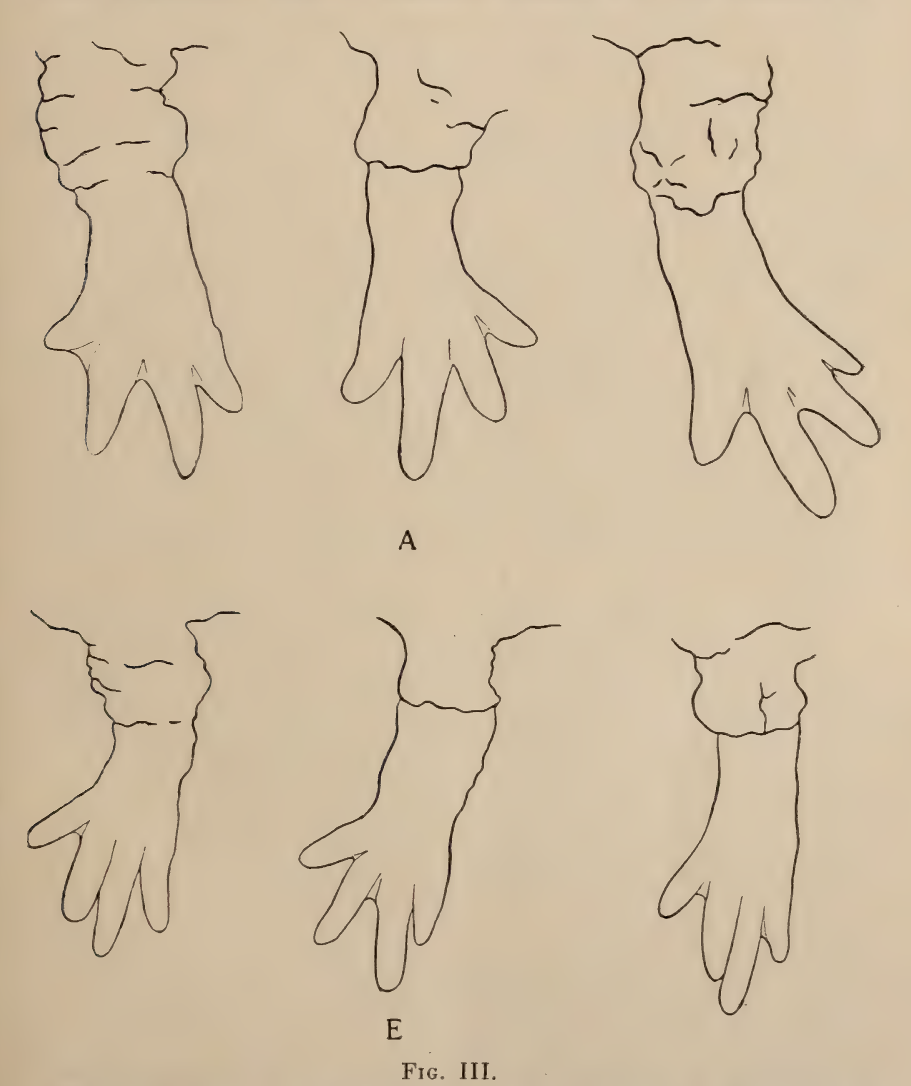


Fig. III.

Pattes antérieures en régénération: A, après extraction de l'humérus et amputation dans le bras; E, après extirpation des os humérus et scapulum et amputation dans le bras.

exceptions). 2 animaux ont régénéré l'autopode, le zeugopode et le stylopode, ayant été amputés au haut de ce segment. 26 Tritons, chez lesquels le niveau de section passait à mi-hauteur du moignon désossé, ont reformé une partie du stylopode, le zeugopode et l'autopode. 140 animaux enfin ont régénéré le zeugopode et l'autopode seuls.

Série B. Amputations dans le zeugopode (jambe ou avant-bras).

Série B I. Extraction du tibia et du péroné avec amputation dans la jambe désossée.

1re *série.* — 10 Tritons, opérés le 18 décembre 1923, ont été amputés le même jour dans le zeugopode désossé. Tous les animaux ont régénéré le pied. Le segment zeugopodique, déjà court par lui-même, a été raccourci encore par la rétraction consécutive au désossement et à l'amputation; quelque temps après l'opération il n'est plus possible de distinguer la partie ancienne de la partie régénérée, de sorte qu'il est malaisé d'établir si une partie du zeugopode n'a pas été également régénérée (on verra plus loin que si le moignon n'est plus reconnaissable, c'est qu'il contient des os normaux régénérés qui, lui rendant sa rigidité, l'ont effectivement déplissé).

2me *série.* — 10 Tritons subissent, le 17 janvier 1924, l'extraction du tibia et du péroné. Ils sont amputés le 18 mars dans le segment désossé. Ils ont tous régénéré un pied. Dans la plupart des cas, la limite entre les parties anciennes et nouvelles est difficile à établir (moins cependant que dans la première série); chez un animal, au contraire, le moignon zeugopodique est net et plissé.

En résumé, les 20 animaux opérés ont tous régénéré. La partie désossée étant très courte, elle ne se distingue plus, en général, au bout de peu de temps.

Série B II. Extraction du radius et du cubitus avec amputation dans l'avant-bras désossé (fig. IV A).

16 Tritons ont été opérés entre le 17 et le 27 juin 1924 (1 animal a été opéré en février) et amputés le 10 juillet. Ils ont tous régénéré. Quatorze d'entre eux ont reformé une partie de l'avant-bras et

la main (dans un cas cette main ne possédait que trois doigts). Les deux autres, chez lesquels l'amputation avait été pratiquée tout au bas du moignon désossé, n'ont régénéré que la main. Ici encore, le segment désossé étant très court, il est parfois difficile de préciser le niveau exact d'amputation.

Série B III. Extraction des os fémur, tibia, péroné et amputation dans la jambe désossée (fig. I B).

1re *série.* — 6 Tritons ont été opérés le 14 janvier 1924 (l'un d'eux a été opéré le 26 janvier) et amputés le 25 mars. Ils ont tous régénéré. Quatre d'entre eux n'ont reformé que le pied qui, dans un cas, ne présentait que quatre doigts; chez ces animaux, le moignon désossé était très long et fortement plissé. Un Triton a reformé en outre une petite zone zeugopodique, le moignon étant de taille considérable. Le 6me animal, amputé vers le haut du segment zeugopodique, a régénéré la jambe et le pied. Le moignon, plissé, était relativement court.

2me *série.* — 4 animaux, dont l'un opéré le 18 mars 1924, 2 autres le 23 avril et le 4me le 31 mai de la même année, ont été amputés, dans chaque cas, quelques jours après l'opération, la guérison de la plaie étant achevée. Un de ces animaux, amputé assez haut, a régénéré la jambe et le pied; dans ce cas, le moignon était court et peu plissé; un autre a reformé une partie de la jambe et le pied; les deux derniers n'ont régénéré que le pied. L'un d'eux ne présente que 4 doigts; le moignon est très fortement plissé.

En résumé: Les 10 animaux opérés ont tous régénéré le pied; 3 d'entre eux, amputés vers le haut du segment zeugopodique, ont régénéré en outre une partie plus ou moins grande de ce segment; dans ces cas le moignon était évidemment beaucoup moins long. L'extraction des os des segments stylopodique et zeugopodique, intéressant une grande partie du membre, provoque, par la contraction et le plissement du moignon désossé, un très grand raccourcissement de la patte.

Série B IV. Extraction des os humérus, radius, cubitus et amputation dans l'avant-bras désossé (fig. IV B).

1re *série.* — 10 Tritons ont été opérés du 8 au 12 février 1924 et amputés le 18 mars; neuf d'entre eux ont régénéré, alors que le

10me s'est simplement cicatrisé et n'a pas produit de régénérat. Des neuf animaux ayant régénéré, trois, amputés vers le haut du segment zeugopodique, ont reformé l'avant-bras et la main, un autre a régénéré la main et une partie de l'avant-bras seulement.

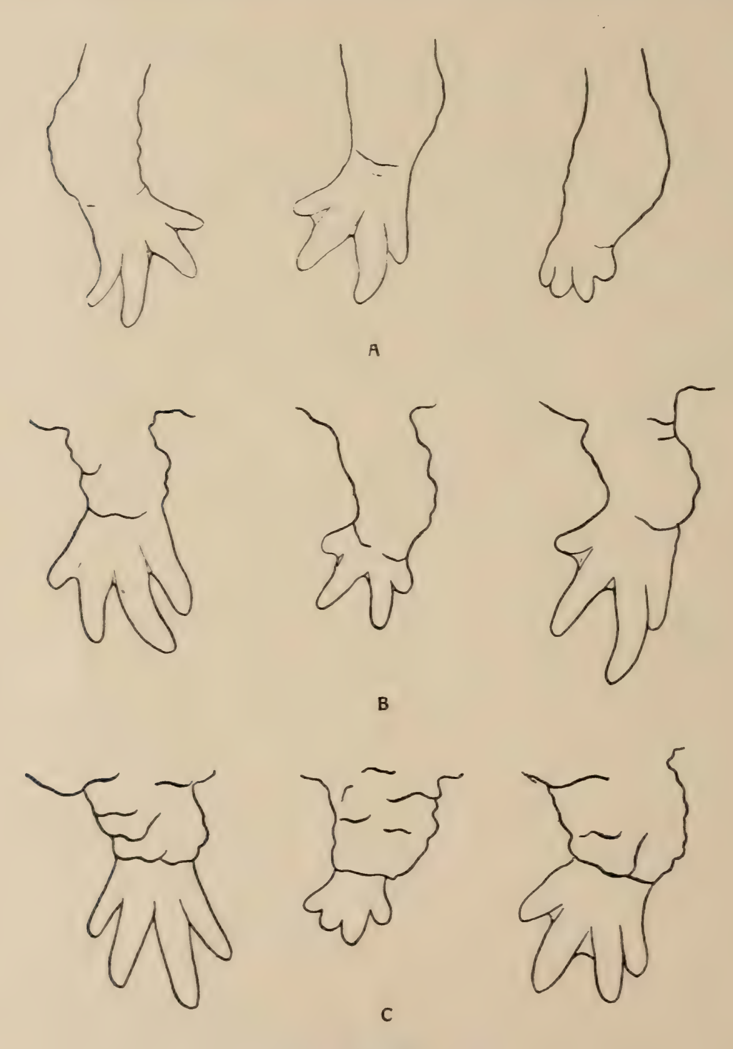


Fig. IV.

Pattes antérieures en régénération: A, après extraction des os radius et cubitus et amputation dans l'avant-bras; B, après extraction des os humérus radius et cubitus, amputation dans l'avant-bras; C, après extraction des os scapulum, humérus, radius et cubitus, amputation dans l'avant-bras.

Cinq Tritons, amputés vers le bas du moignon désossé, ont régénéré la main; ce moignon est relativement long et très plissé.

2me *série.* — 10 animaux, opérés le 25 avril 1924, ont été amputés immédiatement après guérison, le 2 mai (l'un d'eux a été opéré et amputé au mois de juin). Le 22 septembre, six seulement avaient régénéré. Des quatre autres, qui furent réamputés à cette date, deux seulement régénérèrent par la suite, les deux autres se cicatrisant à nouveau. Deux animaux moururent, n'ayant pu encore reformer qu'un bourgeon (un et deux mois après l'amputation). Un Triton régénéra une partie de l'avant-bras et la main, les cinq autres ne reformèrent qu'une main.

En résumé: Sur vingt animaux opérés, 17 ont régénéré (2 d'entre eux seulement après réamputation). 2 moururent à un stade trop jeune pour que l'on puisse reconnaître la différenciation en segments. 5 Tritons reformèrent une partie plus ou moins grande de l'avant-bras et la main, les 10 autres ne reformèrent que la main. Comme dans la série précédente, B III, le moignon est très plissé et le membre considérablement raccourci. Enfin 3 Tritons font exception et n'ont pas régénéré, malgré une nouvelle amputation.

Série B V. Extraction de la ceinture scapulaire, des os humérus, radius, cubitus et amputation dans l'avant-bras désossé (fig. IV C).

9 Tritons, opérés entre le 21 janvier et le 8 février 1924, ont été amputés le 15 mai (l'un d'eux, opéré le 8 février, fut amputé le 26 du même mois). Tous les animaux ont régénéré. Chez l'un d'entre eux, le régénérat est resté au stade de bourgeon pendant plus de 5 mois; tous les autres ont reformé la main (un d'eux, amputé plus haut, a régénéré en outre une grande partie du zeugopode). Le moignon est toujours relativement volumineux, très plissé, et le membre très raccourci.

Résumé de la série B.

Sur 75 animaux ayant été amputés dans le zeugopode désossé, 72 ont régénéré. 6 Tritons, chez lesquels le niveau de section intéressait le haut de ce segment, ont reformé tout le zeugopode et l'autopode. 38 Tritons ont reformé une partie du zeugopode et l'autopode. 24 Tritons ont régénéré uniquement l'autopode.

Série C. Amputations dans l'autopode (pied ou main)

Série C I. Extraction des os tibia, péroné et des os du tarse avec amputation dans le pied désossé (fig. II A).

7 Tritons subissent cette opération, cinq le 16 janvier et deux le 23 février 1924. Tous ont été amputés le 18 mars, et tous ont régénéré. L'un d'entre eux, pour lequel le niveau de section se trouvait au haut du segment autopodique, a reformé ce segment tout entier et présente 5 doigts. Deux animaux ont régénéré une partie de l'autopode, l'un formant 4, l'autre 5 doigts. Quatre Tritons n'ont régénéré que des doigts (au nombre de 4, dans trois cas, au nombre de 3 dans le quatrième cas).

Dans ces opérations, le segment stylopodique a conservé son squelette. Le moignon désossé est toujours plissé et se distingue facilement de la partie régénérée.

Série C II. Extraction des os radius, cubitus et des os du carpe avec amputation dans la main désossée (fig. V A).

1re *série.* — 7 Tritons ont été opérés entre le 30 janvier et le 13 février 1924. Ils ont été amputés le 18 mars. Ils ont tous régénéré. Un animal, amputé vers le haut du segment autopodique, a reformé une main à 4 doigts. Dans deux cas, la section ayant passé vers le milieu de ce segment, il y a eu formation respectivement de 3 et de 4 doigts, ainsi que d'une petite zone autopodique. Quatre Tritons, amputés tout au bas de la main désossée, n'ont régénéré que les doigts: l'un d'entre eux en présente quatre, deux autres trois, et le dernier deux petits doigts tout à fait rudimentaires.

2me *série.* — 2 Tritons, opérés le 18 mars et le 23 avril 1924, ont été amputés immédiatement après guérison. Ils ont régénéré quatre doigts, l'un d'eux reformant en outre une partie de la main.

En résumé, les 9 Tritons opérés ont tous régénéré. L'un d'eux, amputé au haut de l'autopode, a reformé complètement ce segment; 3 Tritons ont régénéré une partie de l'autopode, les 5 autres n'ont reproduit que les doigts (2 à 4).

Série C III. Extraction du radius ou du cubitus et des os du carpe, avec amputation dans la main désossée.

1re *série.* — 7 Tritons ont été opérés le 8 février et le 18 mars et amputés le 15 mai 1924. Un seul n'a pas régénéré. Il y a eu,

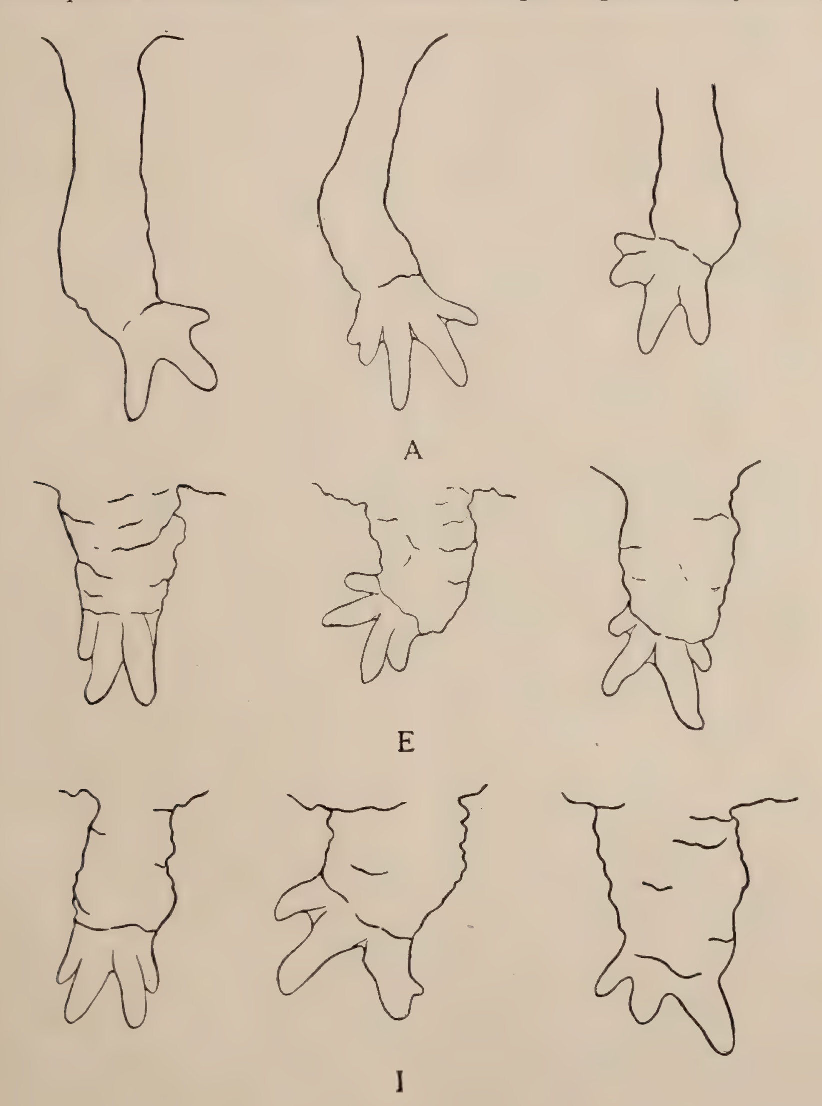


FIG. V.

Pattes antérieures en régénération après amputation dans le carpe, précédée de l'extirpation des os radius, cubitus et du carpe (A), ou humérus, radius, cubitus et du carpe (E), ou des mêmes os avec le scapulum en plus (I).

dans trois cas, reformation d'une partie de l'autopode et de quatre doigts; dans les trois autres cas, l'animal ne régénéra que trois (1 cas) ou quatre doigts.

2me *série.* 3 animaux subissent l'opération le 8 février et sont amputés quelques jours après (22 février 1924). L'un d'entre eux a régénéré une partie de l'autopode et trois doigts. Les deux autres ont respectivement reformé quatre et trois doigts.

En résumé: Sur 10 animaux opérés, 5 n'ont régénéré que les doigts, 4 ont reformé en outre une partie de la main. Le 10me est mort trois mois après l'amputation sans avoir présenté trace de régénération. Au mois d'octobre (1er examen au mois de juillet), lorsque la régénération est terminée, la limite du moignon désossé (qui se réduit ici au segment autopodique, le zeugopode contenant un de ses deux os) est malaisée à préciser.

Série C IV. Extraction des os fémur, tibia, péroné et des os du tarse avec amputation dans le pied désossé (fig. II B).

Les 6 Tritons ayant subi cette opération ont tous régénéré. L'un d'eux, opéré le 6 février 1924, amputé le 15 avril, est mort le 21 juin alors que le régénérat n'était qu'au stade de bourgeon. Deux Tritons, opérés le 26 janvier et le 14 février, amputés environ 15 jours après l'opération, ont régénéré un pied complet, le niveau de section ayant intéressé le haut du segment autopodique. Un animal, opéré le 18 janvier, amputé le 10 février, a reformé une partie de l'autopode et les doigts, alors qu'un autre, opéré le 14 février et amputé 15 jours plus tard, n'a régénéré que 4 doigts. Le 6me Triton enfin, qui n'avait pas encore régénéré le 26 septembre, environ 7 mois après amputation (opéré le 14 février, amputé le 1er mars), a subi une nouvelle amputation à cette date et a régénéré par la suite, ne reformant qu'un seul doigt.

Chez tous ces animaux, le moignon est grand et très plissé, ce qui provoque un très fort raccourcissement du membre.

Série C V. Extraction des os humérus, radius, cubitus et des os du carpe, avec amputation dans la main désossée (fig. V E).

Les 7 Tritons soumis à cette expérience ont tous régénéré. L'un d'entre eux, opéré le 18 mars et amputé le 26 mars dans le zeugo-

pode, a reformé une partie de ce segment ainsi que la main. Il s'agit d'une régénération à point de départ stylopodique. Un autre animal, opéré aux mêmes dates, a régénéré un autopode complet, l'amputation ayant intéressé le haut de ce segment. Les autres Tritons, opérés en février, mars et mai 1924 et amputés 1, 2 et 3 mois après l'opération, n'ont régénéré que 4, 3 et même un seul doigt. Le moignon désossé est très volumineux et fortement plissé.

Série C VI. Extraction de la ceinture scapulaire, des os humérus, radius, cubitus et des os du carpe, avec amputation dans la main désossée (fig. VI).

9 Tritons subissent cette opération entre le 22 janvier et le 9 février 1924. Ils sont amputés le 15 mai, soit environ 3 mois plus tard. Deux animaux, opérés respectivement le 22 janvier et le 23 avril, sont amputés un mois après l'opération, alors qu'un animal opéré le 2 février subit l'amputation au bout de 15 jours. Ces 9 Tritons ont tous régénéré. L'un d'eux a reformé outre les doigts une partie de l'autopode. Trois animaux ont régénéré une très petite zone autopodique (l'un d'eux présente 5 doigts). Les six autres Tritons ont tous reformé trois doigts.

Ayant été complètement désossé, c'est le membre tout entier, à l'exception des doigts, qui représente ici le moignon. Celui-ci est donc très volumineux, fortement plissé et considérablement raccourci par rapport au membre normal témoin.

Résumé de la série C.

Sur 48 animaux opérés, il n'y a eu qu'un seul cas de non régénération. En ne tenant pas compte de la Série C III, dans laquelle l'exiguïté du moignon porterait peut-être préjudice à l'exactitude des résultats (c'est du reste dans cette série que s'est produit le cas unique où il n'y a pas eu de régénération), on voit que sur 38 Tritons, un animal, amputé trop haut, a régénéré le zeugopode et l'autopode, 6 animaux ont régénéré l'autopode entier, le niveau de section se trouvant au haut de ce segment, 21 ont régénéré la partie distale de l'autopode et les doigts, 28 enfin n'ont reformé qu'un nombre variable de doigts.

Série D. Extraction de la ceinture scapulaire et amputation au ras de l'épaule.

Toutes mes expériences ayant prouvé que la régénération se fait très bien en l'absence du squelette, il me parut intéressant de répéter les opérations de Philipeaux qui avaient abouti à un résultat contraire.

1re *série.* — 17 Tritons subissent, le 10 novembre 1923, l'extraction de la ceinture scapulaire. Ils sont amputés immédiatement. Le 19 mars 1924, ils ne présentaient encore aucun phénomène de régénération, et j'ai pratiqué une nouvelle incision au ras de l'épaule à cette date. Le 8 juillet 1924, 16 de ces animaux étaient entrés en régénération, certains d'entre eux ayant déjà reformé le membre, d'autres ne se trouvant encore qu'au stade de bourgeon. Un seul Triton n'a pas régénéré.

2me *série.* — 6 Tritons ont été opérés le 15 novembre 1923. Ils ont été amputés au ras de l'épaule et la ceinture scapulaire a été extraite sans incision, par la surface de section. N'ayant pas encore régénéré le 19 mars 1924, ils furent réamputés à cette date et présentèrent tous, le 8 juillet, des régénérats plus ou moins avancés.

3me *série.* — 4 Tritons, opérés le 7 novembre 1923 et amputés de suite, durent être réamputés le 19 mars 1924. En même temps que la ceinture scapulaire, je leur avais extrait la plus grande partie des muscles de l'épaule. Trois d'entre eux régénérèrent par la suite, le 4me se cicatrisa à chaque nouvelle réamputation.

4me *série.* — 10 Tritons ont été opérés sans incision entre le 10 et le 13 mars 1924. Deux d'entre eux ne régénérèrent pas malgré réamputation (l'un d'eux n'a pas non plus régénéré le membre postérieur qui avait subi une extraction d'os). Les huit autres régénérèrent normalement, la plupart d'entre eux ayant déjà reformé un membre complet dès le 5 juillet.

5me *série.* — 12 Tritons ont été opérés le 17 mars 1924 et amputés de suite. Un seul d'entre eux n'a pas régénéré.

6me *série.* — 8 animaux, opérés le 9 et le 10 juin 1924, subissent l'extraction de la ceinture scapulaire et d'une partie des muscles de l'épaule. Cinq d'entre eux ont régénéré, les trois autres se sont simplement cicatrisés.

7me *série.* — 9 Tritons, opérés en décembre 1923, subissent une

greffe de muscles dans l'épaule désossée. Cette greffe n'a joué aucun rôle et a probablement été résorbée. Sept d'entre eux ont régénéré. Les deux autres, qui furent réamputés le 10 octobre 1924, ne régénérèrent pas à nouveau.

8me *série.* — 4 animaux ont été opérés le 22 mars sans incision. Trois d'entre eux ont régénéré.

J'ai refait également douze extractions partielles de la ceinture scapulaire et j'ai obtenu huit régénérations seulement, alors que PHILIPEAUX accusait dans cette série 100 % de régénération.

En résumé: Sur 70 Tritons ayant subi l'extraction totale de la ceinture scapulaire, 59 ont régénéré. Les 11 autres, bien que réamputés à diverses reprises, se cicatrisèrent chaque fois. Ceci donne environ 15 % de non régénération, alors que dans les autres séries, ce pourcentage n'atteint pas 4 %.

CONCLUSIONS.

Abstraction faite de la série D, les expériences que je viens de rapporter montrent que sur 300 Tritons ayant subi des extractions de diverses parties du squelette des membres, suivies d'amputations à travers la région dépourvue d'os, 289 ont régénéré. Ces faits permettent de conclure que, ainsi que FRITSCH l'avait établi pour les larves d'Urodèles, chez les Tritons adultes l'absence du squelette n'entraîne en aucune manière la suppression de la régénération. Le détail des parties squelettiques régénérées, qu'il est difficile de préciser d'après le seul examen extérieur du membre, sera envisagé dans les chapitres qui suivent.

La régénération n'a fait défaut que dans 11 cas, ce qui représente une proportion de moins de 4 %. Il est difficile de préciser les causes pour lesquelles, dans ces rares cas, la régénération n'a pas eu lieu. D'une part, dans toutes les expériences de ce genre, on peut observer quelques résultats négatifs, alors même que la patte n'a subi aucune autre intervention que la simple amputation. D'autre part, il est possible que, dans certains cas, les nerfs aient été lésés au cours de l'extraction des os et que la cicatrisation se soit opposée à leur régénération propre. On sait que dans ses recherches sur l'influence du système nerveux dans la régénération des pattes, O. SCHOTTÉ (1926) a observé quelques cas comparables. Cette intervention partielle du système nerveux, supposé lésé,

paraît confirmée par le fait qu'après une nouvelle amputation la régénération, qui avait fait primitivement défaut, a pu apparaître. Il est probable alors que le temps écoulé entre les deux sections a été suffisant pour permettre la régénération des nerfs.

Il faut, en effet, ne pas perdre de vue que les segments privés de leur squelette subissent une rétraction considérable et que leurs limites sont alors difficiles à préciser; de plus, les parties régénérées peuvent se trouver plus ou moins incluses dans le moignon, si bien que certains segments, cependant présents, ainsi que le montre une étude plus précise, paraissent absents si l'on ne fait appel qu'à la morphologie externe. Il convient d'envisager séparément les résultats de la série D, parce qu'à la question de l'absence de squelette s'ajoute celle de la nécessité d'une certaine quantité de territoire spécifique pour que la régénération du membre puisse avoir lieu. C'est précisément ce problème que Philipeaux avait soulevé.

Dans ses expériences, cet auteur était arrivé à la conclusion qu'après extirpation du scapulum la régénération fait défaut dans 100 % des cas. La proportion des résultats négatifs que j'ai obtenue est beaucoup plus faible (11 sur 70), ne dépassant pas 15%. Cependant elle est manifestement plus élevée que dans toutes les autres séries, ce qui montre que ce n'est pas seulement l'extraction du scapulum qui est en cause.

J'ai, dans l'historique, rapporté les faits qui conduisent à penser que la régénération de la patte doit faire défaut si le territoire correspondant a été enlevé dans sa totalité. C'est en ce sens que, comme le faisait remarquer Philipeaux, il n'y a régénération d'un organe que s'il en reste une partie.

Bien que nous n'ayons aucune indication sur la technique utilisée par Philipeaux, il est plus que probable que cet auteur, opérant certainement sans asepsie, et laissant ses animaux se cicatriser dans l'eau, toutes les parties molles de l'épaule qu'il avait pu laisser en place ont été éliminées par nécrose et infection. C'est donc bien d'une extirpation complète du territoire épaule, et non seulement du scapulum, qu'il s'agit dans les expériences qu'il a rapportées.

En ce qui concerne les cas de non régénération que j'ai moi-même constatés, je ne puis envisager une semblable explication. Abstraction faite de la 3me et de la 6me série, l'ablation portait sur l'os de la ceinture à l'exclusion de la plus grande partie des

muscles, la plaie étant suturée s'il y avait eu incision et l'animal n'étant remis à l'eau, dans tous les cas, qu'après guérison.

Il est possible que les nerfs aient été sectionnés trop haut au cours de l'opération, et que la cicatrisation se soit opposée à leur régénération propre. Cette influence des nerfs paraît d'autant plus probable que, dans certain cas, la régénération qui avait fait primitivement défaut est apparue lors d'une deuxième amputation. Il se peut aussi que les phénomènes de cicatrisation et de désorganisation des parties molles consécutifs à l'extraction du scapulum soient responsables de l'absence de régénération. Quoi qu'il en soit, si les expériences montrent que l'extraction de l'os de la ceinture est une opération donnant un pourcentage plus élevé de non régénération que les opérations similaires faites sur d'autres segments, il n'en reste pas moins que dans 85 % des cas cette ablation n'a pas empêché la régénération du membre. Par suite, ce cas rentre également dans la catégorie générale des faits montrant que la régénération se fait même en l'absence du squelette.

IIme PARTIE

Les potentialités formatives des divers segments du membre.

J'ai montré, dans la première partie de ce travail, que la suppression du squelette dans le segment qui est le siège de l'amputation — et souvent en outre dans les segments plus proximaux — n'inhibe en aucune façon la régénération du membre. Toutefois, en raison des phénomènes de rétraction que j'ai signalés, il est souvent difficile de définir exactement, d'après le seul aspect extérieur, quelles sont, dans chaque cas, les parties régénérées. Que celles-ci renferment un squelette de nouvelle formation, c'est ce que montrent déjà la consistance du membre régénéré et l'existence d'articulations. Encore est-il nécessaire de préciser la nature des pièces squelettiques qui ont été reconstituées.

Dans ce but, j'ai utilisé dès le début de mon travail la méthode radiographique [1]. A condition d'attendre un temps suffisant (au moins 6 mois) pour que les parties squelettiques régénérées aient subi une ossification au moins partielle, les radiographies donnent des renseignements précis. Elles ont l'avantage de pouvoir être renouvelées à diverses périodes sur le même animal, si bien qu'il est possible de suivre les progrès de l'ossification et de la différenciation des parties. La méthode a, par contre, cet inconvénient que les cartilages sont pratiquement invisibles. C'est en particulier le cas, dans l'immense majorité des animaux, pour les pièces du carpe et du tarse.

Par contre les os des segments proximaux du membre, les métacarpiens et les os des phalanges, sont toujours bien apparents. Cette absence d'individualité du cartilage fait qu'il est impossible de reconnaître avec précision les contours exacts des extrémités épi-

[1] Toutes ces radiographies ont pu être effectuées au Laboratoire, grâce à la belle installation dont il est pourvu.

physaires, ainsi que leurs rapports au niveau des articulations. L'expérience m'a en outre appris que si, après une section à travers une cuisse dépourvue de fémur, la radiographie ne montre que la néoformation du tibia et du péroné, il peut cependant exister, en arrière de ces os, un petit cartilage, tenant la place de l'extrémité distale du fémur absent, et qui n'est pas visible sur la radiographie.

C'est pourquoi, au cours de mes recherches, j'ai été amenée à utiliser, après obtention d'épreuves radiographiques, la méthode histologique, plus laborieuse, mais qui fournit des résultats plus précis.

Les membres régénérés ont été fixés dans le liquide de Bouin contenant 7 % d'acide acétique, de façon à obtenir une décalcification plus rapide. Celle-ci a été parfois obtenue par la méthode classique de l'acide nitrique. Les coupes, assez épaisses (10 à 12 μ), ont été colorées à l'hémalun-éosine.

Lorsqu'en 1923 j'examinai les radiographies de mes premières séries d'expériences, je fus immédiatement frappée par le problème que soulevait la nature des parties squelettiques régénérées. En effet, dans les cas où la régénération s'était faite à partir de la cuisse privée de fémur, il y avait eu néoformation du squelette du pied et de la jambe, mais le fémur n'avait été en aucune manière reconstitué. Il semblait que le segment cuisse, point de départ de la régénération, ait eu la potentialité de régénérer le squelette des segments plus distaux, mais non son propre squelette. Par contre, dans trois cas où c'était le bras dépourvu d'humérus qui avait été amputé, la régénération avait abouti non seulement à la formation des os de la main et de l'avant-bras, mais aussi à celle d'un petit osselet situé plus en arrière, et correspondant à une partie de l'humérus enlevé.

On verra, dans l'étude analytique qui va suivre, que les cas sont loin d'être toujours comparables et qu'il est difficile de dégager, à ce point de vue, une règle générale. Si, par exemple, il s'agit d'une régénération à partir d'un stylopode dépourvu d'os, il y a bien généralement régénération de l'autopode et du zeugopode, mais les résultats varient en ce qui concerne le squelette du stylopode lui-même. Tantôt l'os de ce segment n'est en aucune manière reconstitué; tantôt on n'observe qu'un épaississement de l'une ou des deux extrémités proximales des os du zeugopode; tantôt il existe, en arrière de cet os, un nodule cartilagineux ou un peu ossifié; parfois

il y a eu reconstitution d'une véritable portion distale d'humérus ou de fémur terminée en pointe, ou par une section nette, du côté proximal. Dans certains cas enfin, l'os du stylopode est entièrement reformé et s'articule avec le bassin ou le scapulum.

Il est nécessaire, pour comprendre cette inconstance des résultats et chercher à dégager, malgré cette variabilité, une loi générale, de jeter un coup d'œil préalable sur les processus histologiques de la régénération du squelette. Je ne referai pas en détail l'exposé de ces phénomènes que l'on trouve bien décrits dans le travail de Fritsch et dans celui de Morrill. Le squelette du segment amputé ayant été enlevé, il ne peut être question ici d'une origine, même partielle, du nouveau squelette aux dépens de l'ancien. Ce qui est régénéré se fait à partir d'un blastème de nouvelle formation, constitué au début par un amas de cellules indifférenciées, dont l'origine est restée, jusqu'à présent, incertaine. Dans cet amas cellulaire, formé par exemple à la surface d'une cuisse amputée, se différencient d'abord deux traînées de cellules cartilagineuses qui correspondent aux premières ébauches du tibia et du péroné. Distalement, ces parties se bifurquent, donnant les ébauches de métatarsiens et de doigts; le tarse s'individualise peu à peu et se différencie dans le sens proximal.

Dans le cas où la régénération se fait à partir d'un segment pourvu de son squelette, une partie du blastème formateur vient se souder à la surface de section de l'os resté en place et contribue, en corrélation avec les phénomènes de prolifération propre de l'os, à reconstituer la partie distale de l'os intéressé par la section. Lorsqu'au contraire la régénération se fait en l'absence du squelette ancien, la partie la plus proximale du blastème, située en arrière des ébauches des os du segment suivant régénéré, peut être d'importance variable, formant une ébauche squelettique partielle, indépendante ou soudée aux os qui suivent. C'est ainsi que dans la régénération à partir du stylopode, ce reliquat du blastème formateur peut, lorsqu'il existe, constituer une extrémité distale de fémur ou d'humérus, ou un simple nodule sans morphologie définie, ou une portion soudée à la tête des os tibia et péroné, ou radius et cubitus.

Il résulte de ces considérations que la quantité de squelette régénéré dépendra avant tout de la masse du blastème formateur et de ce qui reste disponible en arrière, après que la différenciation

des parties plus périphériques a commencé. Cette relation entre la morphologie du régénérat et la masse du blastème formateur apparaîtra nettement dans certains cas particuliers.

Il y a, d'autre part, une relation certaine entre la masse du blastème formateur et le niveau qui sert de point de départ à la régénération. L'idée directrice qui servira, dans ce travail, à interpréter les divers cas, est que le point de départ réel de la régénération ne coïncide pas toujours avec celui de l'amputation (Bischler et Guyénot, 1925). Il faut, en effet, noter avec soin que, les amputations étant généralement faites plusieurs jours après l'extraction de l'os, le segment à travers lequel sera pratiquée l'amputation est alors plissé et ratatiné sur lui-même par suite de la rétraction des muscles, et il est difficile et parfois impossible de préciser exactement, dans ce segment raccourci, à quel niveau a lieu l'amputation. De plus, les parties situées immédiatement en arrière de la surface d'amputation sont souvent mortifiées et éliminées sur une plus ou moins grande étendue, surtout si, comme cela arrive parfois, la blessure est infectée par des microbes ou des moisissures. Dans tous ces cas, le point de départ de la régénération, correspondant au niveau de formation du blastème squelettogène, est toujours situé en arrière de la surface d'amputation, plus proximalement; ceci permet de comprendre que les os régénérés, bien qu'appartenant au segment suivant, se trouvent si fréquemment inclus totalement ou partiellement à l'intérieur du moignon, c'est-à-dire à l'intérieur du segment qui a été amputé. On comprend ainsi que, dans bien des cas, une amputation, faite dans le bras, est suivie d'une régénération ayant son point de départ dans le segment plus proximal, c'est-à-dire dans l'épaule. Ceci deviendra presque la règle dans les cas où les segments amputés sont naturellement très courts (avant-bras, jambe), et souvent réduits virtuellement à rien par la rétraction des parties molles.

Ces deux sortes de considérations: relation entre la masse du blastème formateur et le nombre des pièces squelettiques formées; relation entre la masse du blastème et le niveau effectif de régénération, serviront de lignes directrices pour l'interprétation des résultats que je vais exposer.

Chapitre III.

AMPUTATIONS DANS LE STYLOPODE DÉPOURVU D'OS (CUISSE OU BRAS) (SÉRIE A)

Série A I. Extraction du fémur et amputation dans la cuisse.

1re *série.* — 4 Tritons, opérés le 6 février 1923 et amputés quelques jours après, ont été radiographiés le 31 novembre 1923 (pas d'examen histologique). Chez trois Tritons, il semble, d'après l'aspect extérieur, qu'il n'y ait eu régénération que de l'autopode, le segment zeugopodique n'étant pas distinct et se confondant avec le moignon. La radiographie montre qu'il n'y a pas de fémur. L'animal (Pl. 5, fig. 1) possède par contre un tibia et un péroné, qui ne se trouvent pas dans la partie régénérée du membre, mais à l'intérieur du moignon stylopodique qui avait été désossé. Le moignon se distingue facilement du régénérat, il est plus large et fortement plissé. Ce moignon est assez long et les deux os se trouvent à sa base, fort éloignés du bassin. Il semble donc que le segment zeugopodique a été régénéré à l'intérieur du stylopode, ce qui explique son absence apparente à un simple examen extérieur. Le tarse, n'étant encore que cartilagineux, n'est pas visible sur les radiographies. La radiographie du 4me Triton (Pl. 5, fig. 2), qui a reformé les os du zeugopode et l'autopode, montre qu'il y a eu en outre régénération d'un petit fémur, contenu dans le moignon, très court et paraissant soudé au bassin. Peut-être y a-t-il eu, au cours de l'opération, une lésion du bassin ayant pu être le siège d'une prolifération ayant joué un rôle dans la formation de ce fémur incomplet. Il est aussi très probable que, dans ce cas, le point de départ de la régénération s'est trouvé situé dans un niveau plus proximal que dans les cas précédents. Il est à remarquer — et cette observation se répétera — que l'ossification de ce fragment de fémur est moins avancée que celle du tibia et du péroné.

On voit, par comparaison, les résultats de la régénération du côté témoin; on aperçoit l'ancien fémur amputé, complété et en partie entouré par son extrémité distale régénérée.

2me *série.* — 4 animaux, opérés le 15 mai 1923, amputés le 23 mai, ont été radiographiés le 23 septembre (pas d'examen histologique).

a) Deux d'entre eux n'ont, d'après l'aspect extérieur, régénéré que le pied; il s'agit de Tritons très amaigris. Le membre régénéré est excessivement grêle (il en est du reste de même pour la patte témoin). Il n'y a pratiquement plus de moignon, de sorte qu'il y a suppression effective du segment stylopodique. Chez un animal (Pl. 5, fig. 3), la radiographie montre la présence de deux petits os, tibia et péroné, situés tout au haut du régénérat, à la limite entre celui-ci et le corps lui-même; il n'y a pas trace de fémur. Chez l'autre Triton, le pied paraît directement attaché au tronc; on ne distingue pas de partie zeugopodique. Il y a peut-être un centre d'ossification au haut du pied, mais ceci est peu net.

b) Un Triton, ayant régénéré le zeugopode et l'autopode, présente à la radiographie un moignon assez volumineux, dépourvu de fémur. A sa base, et pénétrant en partie dans le régénérat, se trouvent un tibia et un péroné régénérés, leur portion la plus ossifiée (la plus sombre sur la radiographie) étant contenue en partie dans le moignon.

c) Le quatrième animal a régénéré le zeugopode et l'autopode. On distingue facilement le moignon désossé; à la limite entre celui-ci et le régénérat, on aperçoit un petit centre d'ossification représentant le péroné. Le tibia n'est pas encore visible (sa calcification n'est pas assez avancée). Il n'y a pas de fémur; le pied a quatre doigts.

3me *série.* — 4 Tritons, opérés le 8 octobre 1923, ont été radiographiés le 18 juin 1924 (pas d'examen histologique). L'un d'entre eux a régénéré nettement la jambe et le pied. L'ossification n'étant pas encore très avancée, il est difficile de se prononcer sur la présence ou non d'os dans la radiographie. On aperçoit cependant des ombres correspondant au tibia et au péroné, placées dans le moignon.

Trois Tritons (Pl. 5, fig. 4) ont un moignon net mais dépourvu de fémur; il y a eu régénération d'un tibia et d'un péroné contenus en partie dans le moignon désossé.

4me *série.* — 6 Tritons ont subi, le 22 mars 1924, l'extraction du fémur et d'une partie des muscles de la cuisse. Ils ont été radiographiés le 15 octobre, puis examinés histologiquement.

a) Chez un animal, la radiographie montre un tibia et un péroné contenus dans le moignon. Il n'y a pas de fémur. L'examen histo-

logique (fig. VI, 1) confirme ces faits. Le tibia et le péroné sont soudés au niveau de leurs extrémités proximales.

b) Les radiographies de deux Tritons (Pl. 5, fig. 5) ayant régénéré une partie de la jambe et le pied montrent qu'il y a eu régénération d'un tibia et d'un péroné, situés en partie dans le moignon, en partie dans le régénérat.

c) Trois Tritons (Pl. 5, fig. 6) ayant régénéré le zeugopode et l'autopode ont reformé un fémur partant du bassin. Les autres segments sont normaux. Ceci est confirmé par l'examen histologique, qui nous apprend en outre que, dans un cas, la partie tout à fait distale du fémur a été reproduite sous forme d'un gros nodule coiffant le tibia et le péroné, et présentant deux concavités correspondant à leurs têtes articulaires. Ce nodule n'était pas visible sur la radiographie, n'étant pas encore ossifié. Chez l'autre animal, il existe une bande osseuse en croissant réunissant les deux épiphyses proximales, qui sont régulières et arrondies.

5me *série.* — 6 Tritons, opérés en décembre 1923, ont subi une greffe des muscles du bras à la place du fémur extrait par arrachement. Ces muscles ne semblent pas avoir exercé d'influence sur le résultat de la régénération (un cas exceptionnel). Les animaux ont été radiographiés le 15 novembre, puis les membres intéressants ont été fixés et coupés.

a) Chez deux animaux (Pl. 5, fig. 7) ayant régénéré le zeugopode et l'autopode, la radiographie montre qu'il n'y a pas eu néoforma-

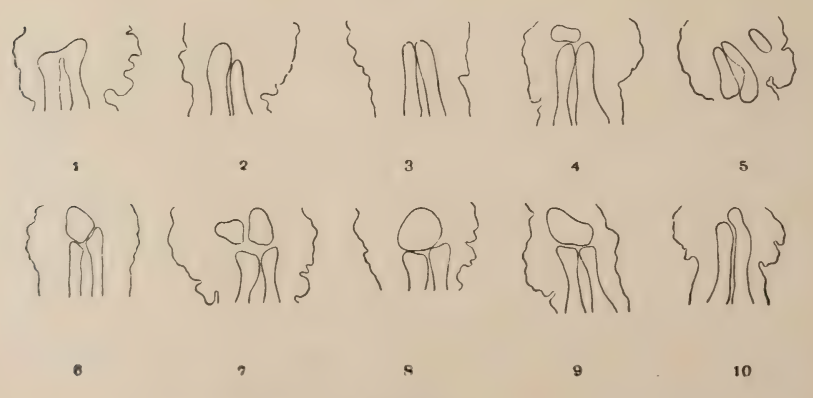


Fig. VI.

Dessins de la région du genou, montrant divers types de régénération du squelette du zeugopode, avec ou sans nodule fémoral.

tion du fémur; par contre il y a un tibia et un péroné contenus en partie dans le moignon court et épais. Ceci est confirmé par l'examen histologique (fig. VI, 2 et 3). Un Triton a régénéré la jambe et le pied. La radiographie montre qu'il y a un tibia et un péroné situés dans le régénérat, mais pas de fémur. On ne distingue plus de moignon, de sorte que le segment zeugopodique, avec ses os régénérés, semble partir directement du corps. Un Triton, chez lequel la greffe de muscles du bras dans l'axe de la cuisse a peut-être joué un rôle, a régénéré un pied à quatre doigts et un deuxième bourgeon, qui ne s'est pas développé. On ne distingue pas le segment zeugopodique; il n'y a pas trace de fémur. La radiographie montre trois os parallèles, situés dans le moignon, soit le tibia, le péroné et un troisième os servant d'axe au bourgeon supplémentaire. Tout ceci est confirmé par l'examen histologique (fig. VI, 5).

b) Un Triton qui a régénéré le zeugopode et l'autopode ne présentait pas de fémur à la radiographie, mais un tibia et un péroné contenus presque entièrement dans le moignon. L'examen histologique, qui confirme les observations faites sur la radiographie, nous révèle en outre l'existence d'un tout petit nodule fémoral (fig. VI, 4).

c) Un des animaux a régénéré le stylopode, le zeugopode et l'autopode. Il n'y a plus de moignon distinct. La radiographie montre qu'il y a eu formation d'un fémur court, articulé au bassin (Pl. 5, fig. 8). Il y a un tibia et un péroné dans le zeugopode régénéré.

6me *série*. — 7 Tritons, opérés le 10 juin 1924, amputés le même jour, ont été radiographiés le 15 octobre, puis fixés. Ils avaient subi une greffe de muscles du bras à la place du fémur extrait. Ils ont tous régénéré le zeugopode et l'autopode. Le moignon est plissé et relativement volumineux.

a) Chez trois Tritons, il n'y a pas d'os visibles sur la radiographie, l'ossification n'étant pas assez avancée. L'examen histologique nous apprend qu'il y a eu régénération d'un tibia et d'un péroné, en partie engagés dans le moignon. Chez l'un des animaux (fig. VI, 10), il n'y a pas trace de fémur, tandis que chez les deux autres on note la présence d'un petit nodule cartilagineux (fig. VI, 8 et 9), en arrière du tibia et du péroné.

b) Dans 4 cas, la radiographie (Pl. 5, fig. 9) montre un tibia et un péroné contenus en grande partie dans le zeugopode régénéré. L'examen histologique nous apprend qu'il y a eu, en outre,

régénération d'un nodule représentant la tête distale du fémur et contenu dans le moignon. Chez l'un des animaux (fig. VI, 6), ce nodule est assez grand; chez un autre (fig. VI, 7), il y en a deux placés côte à côte.

Série A II. Extraction de l'humérus et amputation dans le bras.

1re *série.* — 15 Tritons subissent cette opération entre le 28 juin et le 10 juillet 1924. Ils sont amputés, immédiatement après guérison, dans le bras désossé. Ils sont radiographiés le 28 octobre, soit environ trois mois après l'amputation, puis examinés histologiquement.

Un des animaux (Pl. 5, fig. 10), amputé très haut, a régénéré une grande partie du bras, l'avant-bras et la main; le moignon est très court et la radiographie montre qu'il y a eu régénération d'un humérus.

Tous les autres ont été amputés entre le coude et le milieu du segment désossé. Six Tritons ont régénéré, ainsi que le montre la morphologie externe, une partie du stylopode, le zeugopode et l'autopode. Cinq d'entre eux ont reformé un humérus incomplet, le sixième un nodule huméral, contenus en partie dans le moignon. Les os radius et cubitus sont normaux. Dans quatre cas, il n'y a eu régénération apparente que des segments zeugopodique et autopodique, mais le moignon stylopodique contient un humérus régénéré et incomplet. Deux animaux, ayant régénéré le zeugopode et l'autopode, ont aussi reformé dans le moignon un nodule huméral qui n'est pas visible sur la radiographie. Les deux derniers Tritons enfin, qui ne paraissent pas non plus avoir formé d'humérus sur la radiographie, n'ont pas été examinés histologiquement. Un seizième animal, opéré au mois de mai, a reformé un humérus contenu en partie dans le moignon.

2me *série.* — 7 Tritons ont été opérés par arrachement de l'humérus entre le 28 juin et le 1er juillet (amputation à mi-hauteur). Ils ont été radiographiés le 28 octobre (4 mois après). Voici les résultats de cette série:

a) 4 animaux n'ont pas reformé d'humérus, ainsi que cela résulte des radiographies et des examens histologiques. Chez l'un d'eux (fig. VII, 1), la tête du radius est arrondie et recourbée en crosse

au-dessus du cubitus, qui est plus petit et dépourvu de tête articulaire.

b) Chez un Triton, il existe un nodule huméral contenu dans le moignon (fig. VII, 2).

c) Chez 4 animaux qui ont extérieurement régénéré une partie du stylopode, le zeugopode et l'autopode, on observe un humérus qui paraît complet (fig. VII, 3).

3me *série*. — En janvier 1925, 75 Tritons subissent l'extraction soigneuse de l'humérus, l'amputation étant pratiquée au bout de

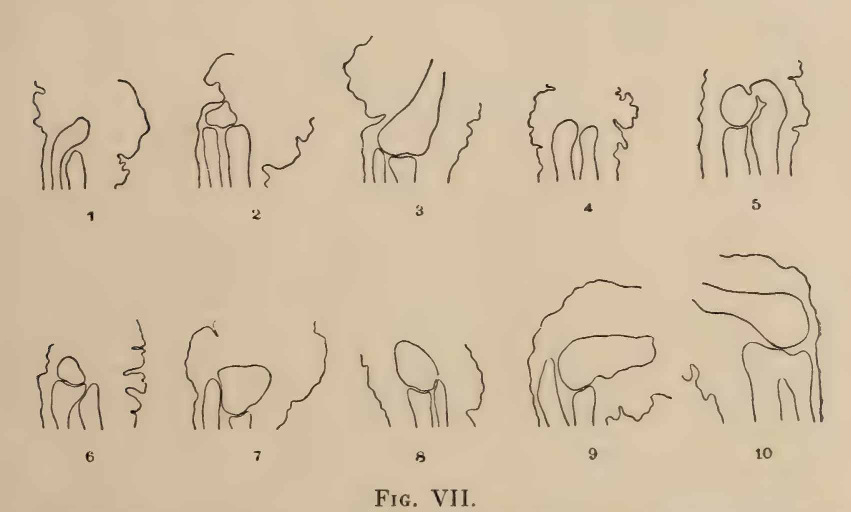


Fig. VII.

Dessins de la région du coude, montrant divers types de régénération du squelette du zeugopode avec ou sans nodule huméral.

quelques jours tout au bas du stylopode désossé. Au mois d'octobre, ils avaient régénéré l'avant-bras et la main et les membres intéressants ont été fixés pour être examinés histologiquement.

a) Chez 19 animaux, il n'y a eu aucune régénération du squelette du stylopode, mais seulement formation d'un radius, d'un cubitus et de la main (fig. VII, 4). Dans certains cas, la tête de l'un des os de l'avant-bras est anormalement développée et recourbée en crosse (fig. VII, 5).

b) Dans 28 cas, l'examen histologique montre la présence, en arrière du radius et du cubitus, d'un tout petit nodule cartilagineux (fig. VII, 6).

c) Dans 25 cas, il y a eu formation d'un nodule huméral un peu plus gros, mais de volume très variable (fig. VII, 7, 8 et 9).

d) Dans trois cas enfin, il y a eu régénération d'un humérus plus ou moins complet (fig. VII, 10).

Résumé des séries A I et A II.

Je résumerai les résultats des deux séries précédentes, où l'amputation a été pratiquée à travers le segment proximal du membre, sous forme d'un tableau indiquant ce qui a été reconstitué du fémur ou de l'humérus extirpé.

Membres postérieurs.

Fémur.

Complet	Partiel	Représenté par un nodule	Absent	Total des cas
3	2	8	18	31

Membres antérieurs.

Humérus.

Complet	Partiel	Représenté par un nodule	Absent	Total des cas
9	9	57	23	98

On voit que sur 129 animaux examinés, l'os stylopodique n'a été reformé en aucune manière dans un nombre assez élevé de cas (41). Ces cas négatifs traduisent bien l'incapacité du segment stylopodique, quand il est le siège effectif de la régénération, à reconstituer son os propre. Dans 65 cas, le fémur ou l'humérus n'ont également pas été reconstitués, mais on observe, en arrière des os tibia et péroné ou radius et cubitus, un nodule cartilagineux, souvent très petit, quelquefois plus volumineux, coiffant l'un des os du zeugopode ou les deux, de forme très variable, qui tient la place qu'occuperait normalement l'épiphyse, ou une partie de l'épiphyse, de l'os stylopodique. Ces nodules représentent évidemment un reliquat postérieur du blastème squelettogène. Ce qui le montre nettement, c'est que parfois ce reliquat de tissu ne prend pas la forme d'un nodule indépendant mais reste soudé à la tête de l'un des os du zeugopode, lui formant ainsi une extrémité élargie et

recourbée. Parfois aussi il se partage en deux nodules. Tout donne l'impression qu'il n'y a pas eu, dans son évolution, tendance à une morphologie bien définie, comme c'est au contraire le cas pour les os du zeugopode et de l'extrémité distale du membre. Ce n'est que dans 11 cas que ce reliquat prend une forme plus définie, sans doute en raison de son plus grand volume initial. Enfin dans 12 animaux seulement, soit un peu moins de 10 % des cas, il y a eu reconstitution d'un os stylopodique complet, ou à peu près tel, dont l'existence correspond sans doute à une régénération ayant eu un point de départ situé très en arrière, à la limite de l'épaule ou du bassin ou dans le territoire basilaire. Ce qui le montre, c'est que cet os est généralement articulé avec le bassin ou le scapulum, se trouve donc situé en grande partie dans le territoire de la ceinture.

Série A III. Extraction de la ceinture scapulaire et de l'humérus, avec amputation dans le bras.

1re *série.* — 3 Tritons subissent cette opération le 6 juillet 1923. Ils sont radiographiés à deux reprises, 6 mois et une année après l'opération. Les radiographies montrent que la ceinture scapulaire n'a pas été reformée. Le moignon stylopodique, très raccourci, contient un petit humérus tout à fait incomplet, beaucoup plus court que le radius et le cubitus contenus dans le régénérat (Pl. 5, fig. 11 et 12).

2me *série.* — 2 Tritons ont été opérés le 8 octobre 1923 et amputés quelques jours après. Les radiographies, faites 6 mois plus tard, montrent, dans un seul cas, la présence d'un petit humérus incomplet situé dans le moignon; le régénérat renferme un radius et un cubitus. L'autre animal a régénéré un radius et un cubitus contenus dans le moignon, mais il n'y a pas d'humérus visible sur la radiographie. La ceinture scapulaire n'a pas été reformée.

3me *série.* — 9 Tritons, opérés entre le 19 janvier et le 9 février 1924, ont été amputés le 19 mars et radiographiés le 15 octobre (7 mois après) L'un d'eux a reformé une partie du bras, l'avant-bras et la main. La radiographie montre qu'il y a eu régénération d'un humérus court et épais, situé dans le moignon et dans le régénérat. Il n'y a pas de ceinture scapulaire. Les autres segments sont normaux (Pl. 5, fig 13).

Un Triton a régénéré extérieurement l'avant-bras et la main. La radiographie montre qu'outre un radius et un cubitus régénérés, il existe un grand humérus, situé dans le moignon. Ceci est confirmé par l'examen histologique.

Quatre Tritons ayant reformé l'avant-bras et la main présentent, sur la radiographie, un radius et un cubitus dont les parties proximales se trouvent engagées dans le moignon; l'examen histologique révèle, en outre, l'existence d'un très petit nodule huméral (fig. VIII, 1, 2, 3, 4), qui n'est pas visible sur la radiographie (Pl. 5, fig. 14), sauf dans un cas (Pl. 5, fig. 15).

Les radiographies de deux animaux ayant régénéré l'avant-bras et la main montrent un radius et un cubitus situés en partie dans le moignon, en partie dans le régénérat. Il n'y a ni ceinture, ni humérus. L'examen histologique montre que, dans un cas, les os zeugopodiques sont en partie soudés entre eux (fig. VIII, 5); dans l'autre cas (fig. VIII, 6), l'épiphyse proximale du radius est renflée en boule. Il n'y a pas de nodule huméral.

Le dernier Triton, enfin, ne présente à la radiographie qu'un seul os (radius ou cubitus), en partie dans le moignon, en partie dans le régénérat (Pl. 5, fig. 16). Il n'y a ni ceinture scapulaire, ni humérus. L'examen histologique montre qu'il y a un radius bien développé et un cubitus incomplet (fig. VIII, 7).

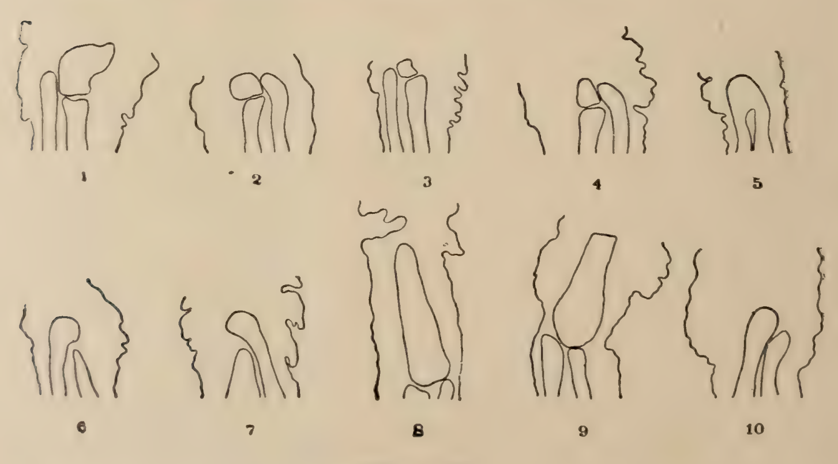


Fig. VIII.

Dessins de la région du coude montrant divers types de régénération du squelette après extraction du scapulum et de l'humérus et amputation dans le bras.

4me *série.* — 9 Tritons ont été opérés le 17 mars et amputés quelques jours après. Ils ont été radiographiés 7 mois plus tard. Deux d'entre eux ont régénéré la moitié du stylopode, le zeugopode et l'autopode. Il y a eu formation d'un humérus, contenu en partie dans le moignon. Chez l'un d'eux, cet os est incomplet et se termine dans le moignon par une pointe effilée (fig. VIII, 8), ainsi que le montre l'examen histologique.

Deux animaux ont régénéré l'avant-bras et la main. La radiographie montre que le moignon contient un humérus régénéré assez long, mais incomplet et comme coupé carrément (fig. VIII, 9).

Chez un cinquième animal, n'ayant reformé apparemment que l'avant-bras et la main, la radiographie montre que le radius et le cubitus pénètrent en partie dans le moignon qui contient en outre un humérus incomplet. L'examen histologique nous apprend que cet humérus s'arrête nettement à l'intérieur du moignon, sans présenter d'épiphyse proximale, comme s'il avait été sectionné en cet endroit.

Un sixième Triton, ayant régénéré l'avant-bras et la main, présente un nodule huméral étiré en largeur. Le radius et le cubitus sont de forme bizarre et raccourcis.

Dans un septième cas, la radiographie montre qu'il y a eu régénération d'un radius et d'un cubitus dont les extrémités proximales pénètrent dans le moignon. Celui-ci contient en outre un tout petit nodule huméral.

Un huitième animal, n'ayant pas régénéré, a dû être réamputé le 22 septembre. Il a été examiné histologiquement au stade de bourgeon: celui-ci contient un radius et un cubitus; il n'y a pas de nodule huméral. Le moignon est volumineux.

Le 9me Triton enfin, ayant régénéré l'avant-bras et la main, a reformé un radius et un cubitus contenus presqu'entièrement dans le moignon. Il n'y a pas trace d'humérus. Ceci est confirmé par l'examen histologique (fig. VIII, 10).

Résumé de la série A III.

23 animaux ayant subi l'extraction de la ceinture scapulaire et de l'humérus et amputés dans le bras désossé, ont été examinés au point de vue de la régénération des os. Il y a eu 11 cas de régénération de l'humérus; chez deux d'entre eux, cet os est bien déve-

loppé, contenu en partie dans le moignon, en partie dans le régénérat; dans les neuf autres cas, il ne s'agit que d'un os incomplet et contenu entièrement dans le moignon. Il y a eu 6 cas de formation d'un simple nodule huméral, très petit chez quatre de ces animaux. Enfin, dans 6 cas, il n'y a eu aucune formation, même réduite à un nodule, représentative de l'humérus. Le radius et le cubitus régénérés sont en partie engagés dans le moignon.

Dans aucun cas la ceinture scapulaire n'a été reformée.

Résumé des séries A (amputations dans le stylopode).

Si l'on examine maintenant l'ensemble des résultats fournis par les amputations faites à travers le stylopode désossé, sur 152 animaux, dont 23 ont subi l'ablation de l'humérus et de la ceinture scapulaire, 98 l'ablation de l'humérus et 31 l'ablation du fémur, on voit nettement que l'os du stylopode n'a été vraiment régénéré que dans un faible pourcentage des cas (14, soit un peu moins de 10 %). Dans 20 cas, la régénération de cet os est restée très partielle, celui-ci étant constitué par l'épiphyse distale et un morceau plus ou moins grand de diaphyse, terminé en pointe et plus rarement par une surface plane, comme si l'os avait été coupé carrément. Dans 71 cas, il n'y a pas d'humérus ou de fémur à proprement parler, mais seulement un nodule cartilagineux, reste de l'ébauche squelettique primitive, et dont la forme et les dimensions sont très variables. Enfin, dans 47 cas, ce rudiment manque et la régénération n'a abouti qu'à la formation exclusive des os du zeugopode et de l'autopode. Dans aucun cas, la ceinture scapulaire (enlevée dans 23 essais) n'a été régénérée.

Ces expériences montrent bien que, en principe, le segment proximal du membre (bras ou cuisse) dépourvu d'os est capable de régénérer très régulièrement le squelette des segments plus distaux, mais non son propre squelette. Cependant, au cours de la différenciation des os du zeugopode aux dépens du blastème de régénération initial, il est resté souvent, en arrière, une petite partie inutilisée qui peut, soit rester soudée à l'un des os zeugopodiques, soit devenir indépendante ou même se partager en deux fragments. L'ensemble de ces cas, absence complète de régénération ou simple nodule tenant plus ou moins la place de l'épiphyse sans en avoir la morphologie, représente la grande majorité des résultats (77 %).

Les cas où s'observe la régénération de l'os stylopodique, toujours situé très proximalement, à l'intérieur d'un court moignon et en partie dans la ceinture, correspondent aux résultats d'une régénération ayant eu son point de départ dans le territoire du bassin ou de l'épaule et non plus dans la cuisse ou le bras. Ils expriment les potentialités propres au segment basilaire du membre.

Chapitre IV.

AMPUTATIONS DANS LE ZEUGOPODE DÉPOURVU D'OS (JAMBE OU AVANT-BRAS) (SÉRIE B)

Série B I. Extraction du tibia et du péroné avec amputation dans la jambe.

Cette série comprend 20 animaux, dont 14 ont été examinés au moyen des radiographies ou des coupes histologiques.

1re *série.* — 6 Tritons, opérés le 17 janvier 1924, amputés le 18 mars, ont été radiographiés le 15 octobre (7 mois après). Chez cinq de ces animaux ayant régénéré un pied, la radiographie montre la présence d'un tibia et d'un péroné régénérés, contenus dans le moignon; dans trois cas, ce dernier est très net, alors que dans les deux autres il est plus difficile de distinguer la partie ancienne de la partie régénérée (Pl. 5, fig. 17). La vérification histologique a été faite sur deux animaux; dans un cas, le péroné est plus ou moins soudé au fémur (fig. IX, 1).

Le sixième animal paraît également n'avoir régénéré que le pied, mais l'examen radiographique montre la présence, à l'intérieur du moignon, de deux centres d'ossification dont l'un est beaucoup plus petit que l'autre. L'examen histologique (fig. IX, 2) nous apprend que l'un d'eux représente le tibia régénéré, alors que l'autre n'est qu'un tout petit nodule osseux situé près de la tête humérale, et provenant peut-être d'une lésion de la capsule articulaire. Il y a un grand espace entre ce nodule et le tarse, ce qui semble montrer qu'il ne s'est pas formé à partir du blastème de régénération. L'absence du péroné a entraîné la déviation du pied vers l'arrière par rapport à l'axe du membre.

2me *série.* — 8 Tritons, opérés le 18 décembre 1923 et amputés le même jour, ont été radiographiés 10 mois après l'opération (15 octobre 1924). A ce moment, il n'est plus possible de distinguer la partie ancienne de la partie régénérée; chez 7 animaux, en effet,

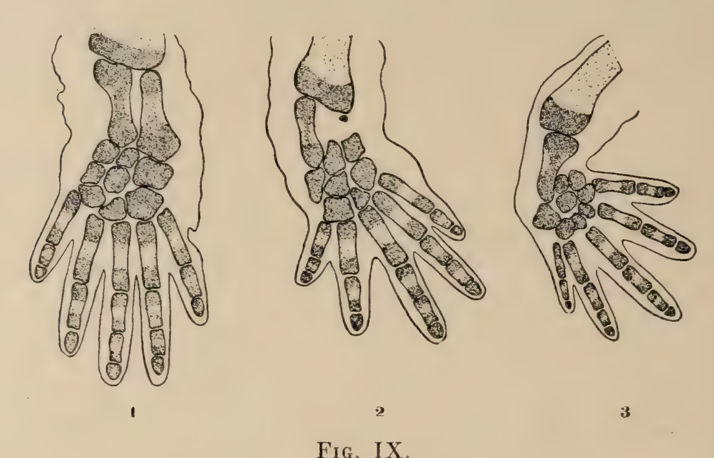


Fig. IX.

Reconstruction, d'après les coupes, du squelette régénéré dans 3 cas après extraction du tibia et du péroné et amputation dans la jambe (série B I).

le tibia et le péroné ont été régénérés à l'intérieur du moignon, de sorte que celui-ci est à nouveau pourvu d'un axe rigide (Pl. 5, fig. 18). Le pied est normal.

Le 8me Triton a régénéré un pied qui n'est pas dans le prolongement direct de l'axe de la jambe, mais dévié vers l'avant (fig. IX, 3). Ceci est dû à ce que, comme nous le montrent la radiographie (Pl. 5, fig. 19) aussi bien que l'examen histologique, le péroné seul a été régénéré. La tête fémorale semble en outre avoir proliféré.

Série B II. Extraction du radius et du cubitus avec amputation dans l'avant-bras.

17 animaux de cette série, opérés le 27 juin 1924, amputés le 10 juillet, ont été radiographiés le 15 octobre (3 mois et demi après amputation), puis examinés histologiquement.

a) 10 Tritons ont été amputés à mi-hauteur du moignon désossé, et ont, d'après l'aspect extérieur, reformé une partie de l'avant-

bras et la main. Sept d'entre eux ont régénéré le radius et le cubitus qui se trouvent en général contenus en partie dans le moignon (fig. X, 1); le carpe est normal. Ces os ont été révélés soit par la méthode radiographique, soit par la méthode histologique dans les cas où l'ossification n'était pas assez avancée pour permettre de les distinguer sur la radiographie.

Un Triton a régénéré un seul os de l'avant-bras, le cubitus, grand et bien formé, ainsi qu'un carpe présentant un petit os supplémentaire (fig. X, 2). Un autre a reformé une sorte de cubitus représenté par deux morceaux distincts; en outre l'os carpien radial est prolongé en arrière et remonte à côté de ce cubitus (fig. X, 5). Un Triton a régénéré deux os qui se suivent dans le moignon (fig. X, 4).

b) 4 Tritons, amputés vers le haut du segment désossé, ont

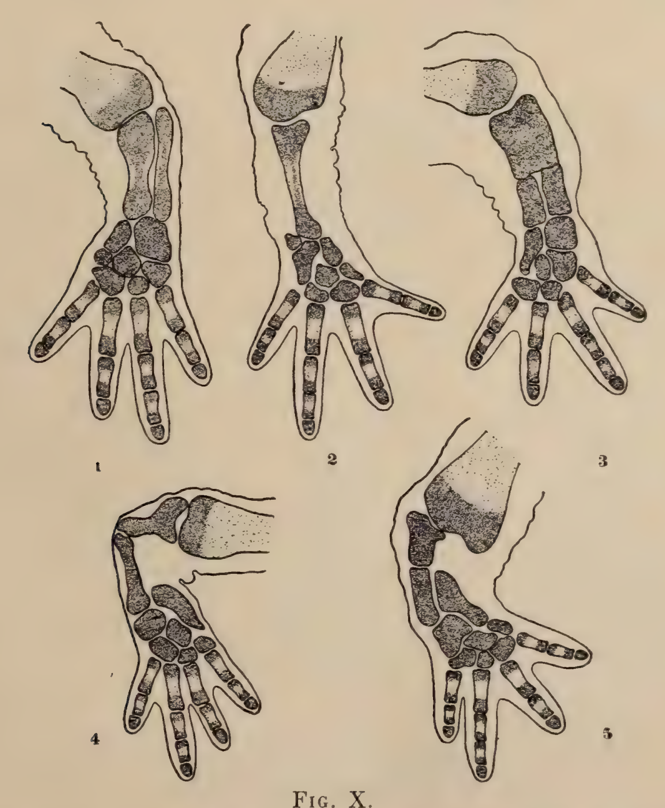


Fig. X.

Reconstruction, d'après les coupes, de 5 cas de régénération du squelette après extraction des os radius et cubitus et amputation dans l'avant-bras (série B II).

régénéré une partie de l'avant-bras et la main. Ils ont tous reformé le radius et le cubitus, engagés en partie dans le moignon. Dans un cas, ce moignon ne se distingue plus de la partie régénérée.

c) 3 animaux, amputés au bas du zeugopode désossé, n'ont apparemment régénéré que la main. Dans un cas, il y a eu néoformation d'un radius et d'un cubitus contenus dans le moignon; dans un autre, la radiographie montre deux os situés dans le moignon, tandis que l'examen histologique nous apprend l'existence d'un os unique, assez large, et situé dans l'axe du moignon, qui se partage plus bas de façon à former deux os occupant la partie distale du moignon (fig. X, 3); le carpe est normal. Le 3me animal n'a pas reformé les os de l'avant-bras; entre l'humérus et le carpe, qui est irrégulier, se trouve un petit nodule osseux qui n'est pas visible sur la radiographie.

Résumé des séries B I et B II.

31 animaux ayant subi l'extraction des os du zeugopode, avec amputation dans ce segment, ont été examinés au point de vue de la régénération osseuse. Remarquons tout de suite que ce segment, naturellement court, est très réduit par suite de la rétraction consécutive à l'extraction des os, et se trouve encore diminué par l'amputation. Le moignon zeugopodique ne dépasse que de fort peu la tête articulaire de l'os stylopodique. Comme la régénération débute en outre en arrière du niveau extérieur d'amputation, le cône régénératif doit partir en réalité de l'extrémité tout à fait proximale de la cuisse ou du bras. On ne sera donc pas étonné de trouver que, dans presque tous les cas (24 sur 31), il y ait eu régénération des os zeugopodiques. Il y a eu 7 exceptions: dans 6 cas, régénération d'un seul des os, dans 1 cas, absence de régénération de ces os, mais par contre présence d'un nodule dans le moignon. Au bout de quelque temps, il devient généralement impossible de distinguer ce qui a été le moignon désossé, car, grâce à la régénération de ses os, il a repris toute sa rigidité.

L'autopode est normal.

Série B III. Extraction des os fémur, tibia, péroné, et amputation dans la jambe.

Cette série comprend 10 animaux dont 9 ont été examinés au point de vue de la régénération des os.

1° 4 Tritons ont été opérés le 14 janvier 1924 et amputés le 25 mars. L'un d'eux étant mort, sa patte a été fixée le 14 juillet 1924. Il a régénéré un petit pied à quatre doigts. Le moignon, constitué par le stylopode et le zeugopode désossés, avait la longueur du stylopode de la patte témoin. Les coupes histologiques montrent un moignon très plissé, complètement dépourvu d'os. Le pied régénéré contient un tarse régulier, mais réduit, composé de 6 os. L'extrémité supérieure du péronéal, assez allongé, pénètre dans le moignon et se termine par une sorte de renflement (fig. XI, 1).

Un deuxième animal est mort le 21 juillet, et sa patte a été fixée à cette date. Il a régénéré un pied à cinq doigts; le moignon

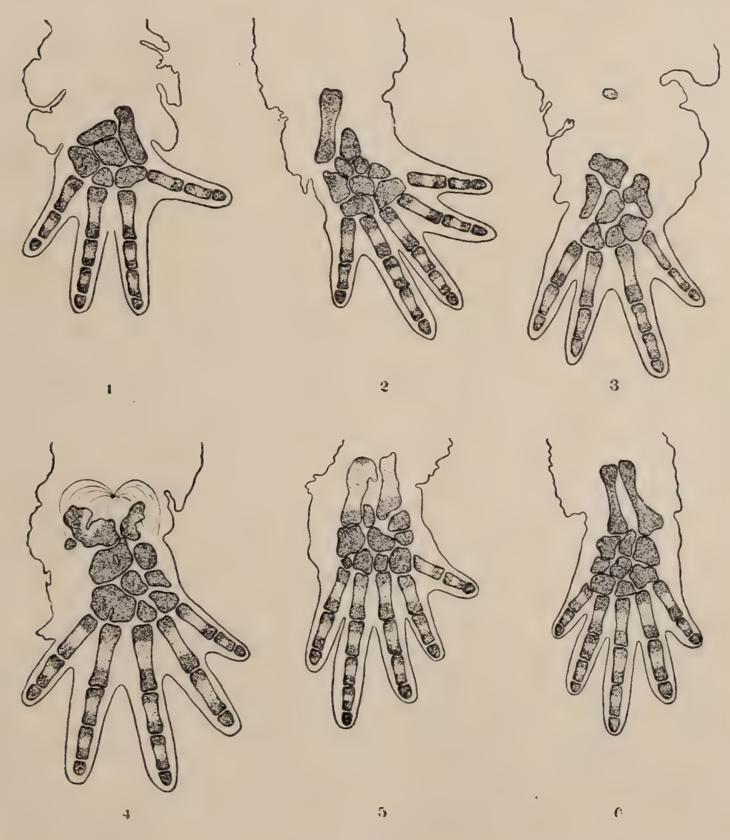


FIG. XI.

Reconstruction, d'après les coupes, de 6 cas de régénération du squelette après extraction des os fémur, tibia et péroné et amputation dans la jambe (série B III).

est très plissé. Il y a un tarse complet, formé de 7 os. En outre, il y a eu régénération d'un péroné complet, placé dans le moignon, et de l'extrémité distale du tibia (fig. XI, 2).

Un autre Triton est mort le 22 août (régénérat de 5 mois). Il y a un tarse complet, formé de 7 os. Il existe un tout petit nodule osseux, sans signification spéciale, dans le moignon (fig. XI, 3).

Le quatrième animal a été radiographié le 10 octobre, soit 7 mois après l'amputation. Extérieurement il a régénéré un pied; le moignon est très grand, et la radiographie révèle la présence, à son intérieur, d'un tibia et d'un péroné. Les coupes montrent qu'il s'agit là de deux petits os très incomplets et irréguliers. Ils sont entourés de muscles régénérés, partant en tourbillon d'un point central placé entre eux, dans le moignon, et montrant nettement le point de départ du processus régénératif. En outre, il existe encore un tout petit nodule situé au-dessous du péroné. Le tarse est d'aspect régulier et formé de 7 os (fig. XI, 4).

2° Trois Tritons, opérés le 26 janvier, le 18 mars et le 31 mai, ont été amputés vers le milieu du segment zeugopodique (l'un d'eux 2 mois, les autres quelques jours après l'opération) au haut du moignon, qui est relativement court. Une partie de la jambe a été régénérée. Les radiographies du 10 octobre révèlent la présence d'un tibia et d'un péroné régénérés (Pl. 5, fig. 20). L'examen histologique confirme ces faits. Dans un cas, le tibia et le péroné sont bien développés et situés en partie dans le moignon (fig. XI, 5);

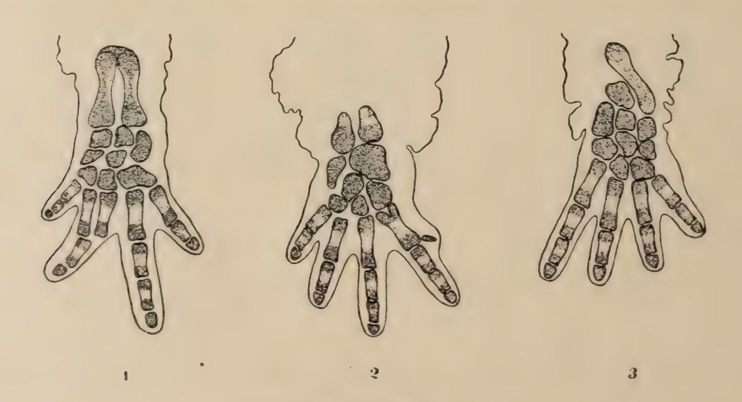


Fig. XII.

Reconstruction, d'après les coupes, de 3 cas de régénération du squelette après extraction des os fémur, tibia, péroné et amputation dans la jambe (série B III).

le tarse est irrégulier, formé de 9 os. Dans le deuxième cas, ces os sont contenus presque totalement dans le moignon, leurs épiphyses distales se trouvant seules dans la partie régénérée (fig. XI, 6). Chez le 3me animal, le tibia et le péroné sont bien développés et il y a, en outre, à leur sommet, un petit pont osseux réunissant leurs têtes proximales, ces têtes étant placées dans le moignon alors que le reste des deux os fait partie du régénérat (fig. XII, 1).

3° Deux Tritons, opérés le 23 avril, amputés le 10 mai, ont été radiographiés 5 mois après l'amputation (10 octobre). Le moignon est grand, il y a eu régénération d'un pied. Chez l'un deux, la radiographie montre de petits os, tibia et péroné, au bas du moignon. L'examen histologique confirme ces faits: le tibia et le péroné, entièrement contenus dans le moignon, sont très incomplets, de la taille des os du tarse qui est bien formé mais ne comprend que 6 os (fig. XII, 2).

Chez l'autre animal, la radiographie nous révèle un tibia et un péroné situés en haut du moignon. L'examen histologique nous apprend que le tibia est entier, alors que le péroné se réduit à un petit os d'aspect comparable à un os du tarse, qui est ici tout à fait complet (8 os). Les deux os zeugopodiques sont entièrement contenus dans le moignon, ainsi que la partie tout à fait proximale du tarse (fig. XII, 3).

Série B IV. Extraction de l'humérus, du radius et du cubitus, et amputation dans l'avant-bras.

Cette série comprend 20 animaux dont 14 ont été examinés au point de vue de la régénération des os.

1re *série* — 9 Tritons ont été opérés entre le 8 et le 12 février 1924, amputés le 18 mars et radiographiés le 15 octobre (7 mois après l'amputation); les membres intéressants ont été fixés et examinés histologiquement

1° 4 animaux, chez lesquels l'amputation avait été pratiquée vers le haut du segment zeugopodique, ont régénéré l'avant-bras et la main. Chez deux d'entre eux, la radiographie montre un radius et un cubitus situés en partie dans le régénérat, en partie dans le moignon. Chez un troisième, le cubitus est complet, un peu recourbé, le radius est un simple nodule (fig XIII, 1). Le quatrième animal est mort le 23 septembre et sa patte a été fixée à cette date. Il y

avait régénération du radius et du cubitus, ainsi que d'un nodule huméral

2° 5 Tritons n'ont apparemment régénéré que la main, le moignon étant très volumineux Chez l'un d'eux, la radiographie montre la présence d'un os régénéré dans le moignon. L'examen histologique nous apprend qu'il y a eu régénération d'un cubitus incomplet, du sommet duquel part un faisceau de muscles régénérés, et d'un petit nodule radial. Le carpe est complet (fig XIII, 2). Le radius et le cubitus, ainsi que la partie supérieure du carpe, se trouvent dans le moignon qui est très plissé.

Chez un deuxième animal, la radiographie montre un cubitus situé au milieu du moignon. L'examen histologique confirme qu'il y a eu régénération d'un cubitus assez allongé, entièrement contenu

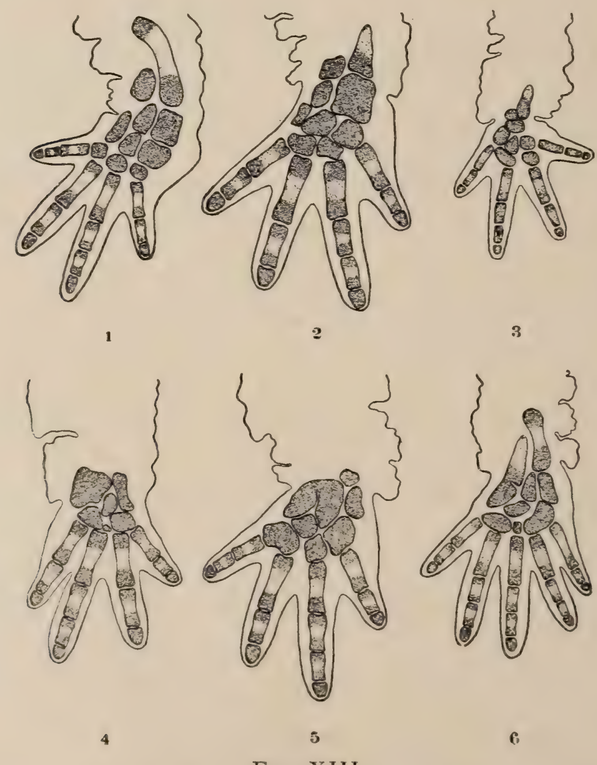


Fig. XIII.

Reconstruction, d'après les coupes, du squelette régénéré dans 6 cas, après extraction des os humérus, radius, cubitus et amputation dans l'avant-bras (série B IV).

dans le moignon. Il y a encore un très petit nodule radial. Le carpe ne comprend que 5 os, mais il est d'apparence régulière.

Un troisième animal a été fixé le 23 juillet. Il a régénéré un radius incomplet et un petit nodule cubital; le carpe est irrégulier (fig. XIII, 3).

Enfin, deux animaux (Pl. 5, fig. 21) n'ont régénéré ni le radius, ni le cubitus; le carpe seul a été reformé (fig. XIII, 4).

2me *série.* — 4 Tritons ont été opérés le 25 avril, amputés le 2 mai et radiographiés 5 mois plus tard (15 octobre).

Chez trois de ces animaux, le moignon est long et la main paraît avoir été seule régénérée. Dans deux cas, il n'y a pas d'os visibles sur la radiographie et l'examen histologique de l'un de ces animaux nous apprend qu'il n'y a eu régénération que d'un carpe irrégulier, présentant un tout petit nodule supplémentaire (fig. XIII, 5). Le 3me Triton présente un petit point d'ossification sur la radiographie. L'examen histologique montre qu'il y a eu régénération d'un petit radius incomplet, et d'un tout petit nodule cubital, contenus dans le moignon.

Le quatrième animal a régénéré une partie du zeugopode et l'autopode. Le moignon est assez long, mais le régénérat y pénètre en coin. Sur la radiographie, on voit un radius bien marqué et une ombre légère que l'on pourrait prendre pour un cubitus; la vérification histologique nous apprend qu'il s'agit en réalité de l'os cubital qui se prolonge en arrière dans le moignon, à côté de la base du radius, qui est complet et présente une partie ossifiée (fig. XIII, 6).

Enfin 1 Triton a été opéré le 7 juin et amputé le 25 juin; extérieurement, il n'a régénéré que la main. La radiographie du 15 octobre montre qu'il y a eu formation d'un cubitus dans le moignon. L'examen histologique confirme ce fait; il y a un cubitus complet mais pas de radius. Le carpe est très irrégulier. Il semble que l'amputation a été un peu oblique.

Résumé des séries B III et B IV.

22 animaux ayant subi l'extraction des os du stylopode et du zeugopode, avec amputation dans le segment zeugopodique désossé, ont été examinés au point de vue de la régénération osseuse.

6 animaux, ayant été amputés un peu haut, ont régénéré une

partie du zeugopode. Ils présentent des os zeugopodiques complets, situés en partie dans le moignon, en partie dans le régénérat; deux d'entre eux présentent même un tout petit nodule stylopodique. Quatre animaux ont régénéré un os zeugopodique bien développé, situé dans le moignon, et un petit nodule osseux représentant ce qui a été formé du deuxième os. Deux animaux présentent un seul os zeugopodique bien développé qui se trouve placé dans le moignon; chez l'un d'eux, un des os de l'autopode se prolonge en arrière dans le moignon, tenant la place du rudiment d'un deuxième os zeugopodique. 5 animaux n'ont formé que deux petits nodules dans le zeugopode. Enfin 6 animaux n'ont pas régénéré d'os zeugopodiques, mais seulement le squelette de l'autopode.

Série B V. Extraction de la ceinture scapulaire, de l'humérus, du radius et du cubitus, avec amputation dans l'avant-bras.

Cette série comprend 7 animaux examinés au point de vue de la régénération des os. Ils ont tous été opérés en janvier et en février 1924, amputés le 15 mai et radiographiés le 15 octobre, soit 5 mois après l'amputation.

Deux Tritons, amputés vers le haut du segment zeugopodique, ont régénéré l'avant-bras et la main. Le moignon est court. Il y a un radius et un cubitus dans le régénérat. L'examen histologique révèle, en outre, l'existence d'un nodule huméral.

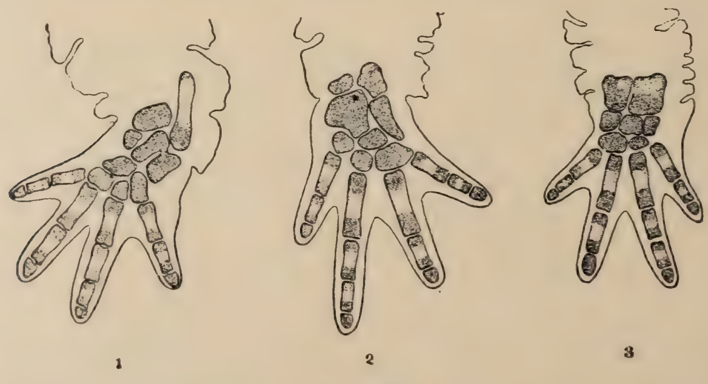


Fig. XIV.

Reconstruction, d'après les coupes, du squelette régénéré dans 3 cas, après extraction des os scapulum, humérus, radius et cubitus et amputation dans l'avant-bras (série B V).

Les cinq autres Tritons, chez lesquels le moignon était très grand, n'ont, d'après l'aspect extérieur, régénéré que la main. Chez l'un d'eux, la radiographie montre un cubitus à la base du moignon. A l'examen histologique, nous voyons un carpe irrégulier, un petit cubitus allongé, ossifié, et un nodule cartilagineux arrondi jouant le rôle d'une épiphyse radiale (fig. XIV, 1).

Chez un deuxième animal (fig. XIV, 2), il y a eu régénération d'un carpe et de deux petits nodules situés dans le moignon et qui représentent tout ce qui a été reconstitué du radius et du cubitus (radiographie et examen histologique).

La radiographie du 3me Triton (Pl. 5, fig. 22) présente deux points d'ossification dans le moignon que la vérification histologique nous apprend être l'os radial et le cubital-intermédiaire déjà partiellement ossifiés. Il n'y a ni ceinture scapulaire, ni humérus, ni radius, ni cubitus. Le carpe est formé de 6 os (fig. XIV, 3).

Chez le quatrième animal, la radiographie révèle la présence, à l'intérieur du moignon, d'un tout petit radius et d'un assez grand cubitus; il n'y a ni scapulum, ni humérus. L'examen histologique montre que ce cubitus est assez complet et se trouve entièrement contenu dans le moignon. Par contre, il n'y a pas de radius à proprement parler, et c'est à un prolongement de l'os radial, remontant vers l'arrière, qu'il faut attribuer le deuxième point d'ossification visible sur la radiographie. Le carpe est complet (fig. XV, 1).

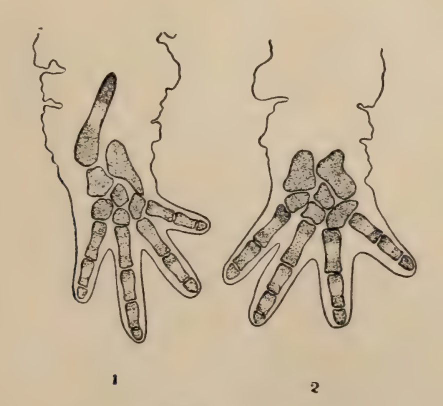


FIG. XV.

Reconstruction, d'après les coupes, de 2 cas de regénération du squelette, après extraction des os scapulum, humérus, radius, cubitus et amputation dans l'avant-bras (série B V).

Les coupes histologiques de la patte du cinquième animal montrent qu'il n'y a eu régénération que du carpe; il n'y a ni humérus, ni radius, ni cubitus (fig. XV, 2).

Résumé de la série B V.

Sur 7 animaux examinés et ayant tous régénéré l'autopode, 2, amputés assez haut dans le segment autopodique, ont régénéré le radius, le cubitus et un petit nodule huméral. Un animal a reformé un petit cubitus et un nodule radial; un autre a également régénéré un petit cubitus, et l'os radial pénètre dans le moignon, remontant à côté de ce cubitus. Un animal a régénéré deux petits nodules zeugopodiques; enfin, dans deux cas, il n'y a eu régénération que du carpe.

La ceinture scapulaire n'a jamais été reformée et l'humérus n'est représenté que dans un cas, par un petit nodule.

Résumé des séries B (amputations dans le zeugopode).

Il convient de considérer à part les séries B I et B II dans lesquelles le moignon se réduisait au segment zeugopodique, déjà court par lui-même, raccourci encore par l'amputation et la rétraction consécutive. Le cône de régénération débutant toujours un peu en arrière de la surface d'amputation, il est compréhensible que, dans presque tous les cas, il y ait eu régénération des os du zeugopode. Ceci s'est produit en effet chez 24 Tritons sur 31, chez lesquels on observe les deux os complets ou incomplets. Il y a eu régénération d'un seul os du zeugopode dans 6 cas et, dans un dernier, le squelette de ce segment n'est représenté que par un petit nodule.

Si, par contre, on examine en bloc les séries B III, IV et V, où l'extraction d'os a porté non seulement sur le zeugopode, mais encore sur le stylopode, ce qui permet d'obtenir un moignon beaucoup plus long, on constate que c'est avec une plus grande fréquence que le zeugopode a pu être le point de départ effectif de la régénération et manifester ainsi ses potentialités propres. En effet, sur 30 cas, les os du zeugopode n'ont été en aucune manière régénérés chez 8 animaux, et on peut ajouter à cette série 2 cas où il n'existe, en arrière de l'autopode, que de très petits nodules sque-

lettiques. Dans 19 cas, il n'y a eu régénération véritable que d'un seul os du zeugopode, souvent accompagné d'un petit nodule tenant la place de l'os absent. Enfin, dans 8 cas, les deux os ont été reformés d'une façon plus ou moins totale.

Chapitre V.

AMPUTATIONS DANS L'AUTOPODE (PIED OU MAIN) (SÉRIES C)

Série C I. Extraction des os tibia, péroné et du tarse, avec amputation dans la base du pied.

7 animaux subissent cette opération. 4 d'entre eux, dont 3 opérés le 16 janvier et un le 3 février, tous amputés le 18 mars 1924, ont été radiographiés le 15 octobre (soit 7 mois après l'amputation), puis examinés histologiquement.

1° Un Triton a été amputé un peu trop haut, c'est-à-dire que la section passait non plus par l'autopode, mais dans la base du segment zeugopodique. Il a régénéré un pied. Le moignon est court. La radiographie montre qu'il y a eu régénération d'un tibia et d'un péroné très courts, qui semblent contenus dans le moignon. Celui-ci, qui contient donc un axe squelettique normal, n'est ni plissé, ni raccourci, et ne se distingue pas très facilement de la partie régénérée. Les coupes histologiques (fig. XVI, 1) montrent que ce tibia et ce péroné sont des os d'apparence irrégulière, et soudés au fémur. Le tarse est normal. La régénération est partie du segment stylopodique, ayant la potentialité de régénérer le zeugopode.

2° Un animal a régénéré une partie de l'autopode et les doigts; le moignon est long. La radiographie (Pl. 5, fig. 23) montre la présence d'un petit os dans le moignon. A l'examen histologique (fig. XVI, 2), on constate qu'il y a eu régénération d'un tarse très irrégulier dont un des os (le péronéal) se prolonge bizarrement en arrière dans le moignon (c'est cet os que l'on voit sur la radiographie). Il n'y a ni tibia, ni péroné, et le pied présente 4 doigts.

3° Un animal n'a extérieurement régénéré que des doigts. Le

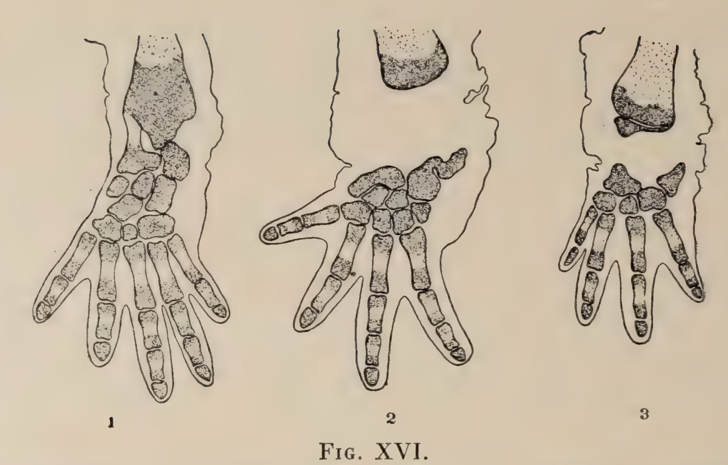


Fig. XVI.

Reconstruction, d'après les coupes, de 3 cas de régénération du squelette après extirpation des os tibia, péroné et du tarse et amputation dans le pied (série C I).

moignon est relativement long et la radiographie montre un os (tibia) à son intérieur. Il y a quatre doigts.

4° Un Triton a régénéré quatre doigts, le moignon est long et il n'y a pas d'os régénérés visibles sur la radiographie. L'examen histologique (fig. XVI, 3) prouve qu'il n'y a pas de tibia ni de péroné régénérés; le tarse est irrégulier et incomplet. Le fémur a dû être blessé, car il s'en détache une traînée osseuse qui contourne sa base. Il y a encore un petit nodule osseux, d'origine incertaine, au haut du moignon, juste au-dessous du fémur.

Série C II. Extraction des os radius, cubitus et du carpe avec amputation dans la main.

Cette série comprend 9 animaux, opérés aux mois de janvier et février 1924, amputés le 18 mars et radiographiés le 15 octobre, soit 7 mois après l'amputation, sauf le n° 8, opéré le 23 avril, amputé le 5 mai et qui n'avait ainsi qu'un régénérat de 4 mois au moment de l'examen radiographique.

N° 1. — Le moignon est grand et l'animal n'a régénéré extérieurement que trois doigts. Il n'y a pas d'os régénérés visibles sur la radiographie (Pl. 5, fig. 24). L'examen histologique (fig. XVII, 1)

nous apprend qu'il y a eu régénération d'un carpe très incomplet (3 os). Il n'y a pas de radius ni de cubitus régénérés, mais un nodule arrondi, situé au haut du moignon, tout près de l'humérus.

N° 2. — Cet animal n'a apparemment régénéré que la main (niveau d'amputation au haut de l'autopode). La radiographie montre un cubitus régénéré dans le moignon. A côté de ce cubitus (fig. XVII, 7), il existe encore un petit nodule représentant l'extrémité distale du radius, révélé par la méthode histologique.

N° 3. — Le régénérat ne montre extérieurement que des doigts. Il n'y a pas d'os visibles sur la radiographie. L'examen histologique (fig. XVII. 2) nous montre un carpe très irrégulier et un os de forme bizarre, jouant le rôle de radius ou de cubitus.

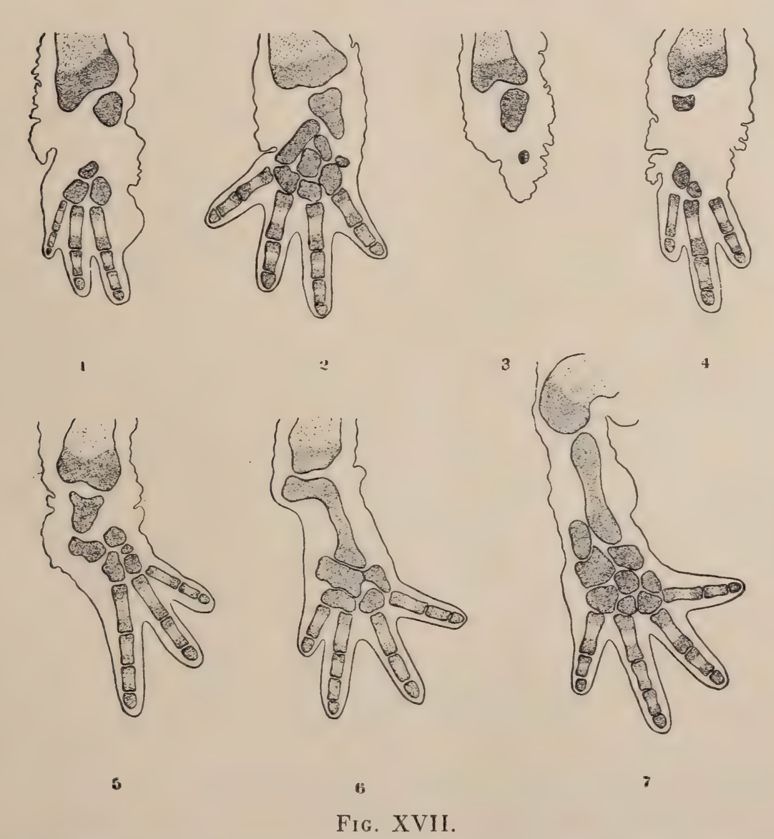


FIG. XVII.

Reconstruction, d'après les coupes, de 6 cas de régénération du squelette après extraction des os radius, cubitus et du carpe, et amputation dans la main (série C II).

N° 4. — Le moignon est long, et l'animal a régénéré trois doigts. Il n'y a pas d'os régénérés visibles sur la radiographie. L'examen histologique (fig. XVII, 4) nous montre un moignon long et plissé. Tout à sa base se trouvent deux petits os du carpe. Il y a trois doigts. Tout en haut du moignon on trouve une zone ossifiée, provenant sans doute d'une prolifération de la capsule articulaire blessée.

N° 5. — Le moignon est long. La radiographie ne montre pas d'os régénérés, tandis que l'examen histologique (fig. XVII, 5) nous révèle l'existence d'un seul os difforme dans le moignon, et d'un carpe rudimentaire. Il n'y a que trois doigts.

N° 6. — L'animal a extérieurement régénéré une main; le moignon est court et contient un cubitus très net sur la radiographie. L'examen histologique nous montre cet os, ainsi qu'un carpe à os supplémentaires.

N° 7. — Le moignon est relativement long; il y a eu régénération d'une sorte de doigt unique. La radiographie ne montre pas d'os. L'examen histologique (fig. XVII, 3) nous fait voir un assez gros nodule au milieu du moignon, et un tout petit os à la base du doigt.

N° 8. — L'animal n'a apparemment régénéré que la main. Le moignon est court, et la radiographie montre un os situé en partie dans le régénérat. L'examen histologique (fig. XVII, 6) confirme qu'il s'agit bien d'un os unique, dont la tête proximale se prolonge en une sorte de coupe entourant la base de l'humérus. Le carpe est irrégulier, les os sont soudés entre eux. Il y a quatre doigts.

N° 9. — L'animal a régénéré des doigts. Il n'y a pas eu régénération du radius et du cubitus, mais seulement d'un carpe incomplet; il y a eu, en outre, une prolifération de la capsule humérale, produisant une traînée osseuse qui l'entoure à sa base et qui est visible, sous forme d'une ombre légère, sur la radiographie.

Résumé des séries C I et C II (Extraction des os du zeugopode et de l'autopode, avec amputation dans l'autopode).

On doit s'attendre, théoriquement, à ce que, dans ces séries, où la partie basipodique de l'autopode a été le siège de l'amputation, il n'y ait régénération que des portions métapodique et acropodique des extrémités. En réalité, presque toujours, le point de départ effectif de la régénération est situé plus haut, soit à la limite des

segments stylopodique et zeugopodique (ce dernier toujours très fortement rétracté et réduit à peu de chose), soit dans le segment zeugopodique.

Dans le premier cas, il y a régénération non seulement du pied et de la main, mais encore des deux os zeugopodiques (1 cas). Par contre, dans le deuxième cas, où la régénération part du zeugopode, il n'y a régénération que d'un seul os (4 cas) ou de l'autopode seul (5 cas), ou bien le squelette zeugopodique n'est représenté que par un ou deux nodules informes, reliquats du blastème squelettogène (3 cas). En tout, pratiquement, sur 13 animaux, 12 ont régénéré à partir du zeugopode. On observe en outre une réduction des os du carpe ou du tarse, ainsi que des doigts, lorsque la régénération a eu son point de départ à la limite du zeugopode et de l'autopode.

Série C III. Extraction du radius (ou du cubitus) et des os du carpe, avec amputation dans la main.

Nous avons vu, dans les séries précédentes que, même après amputation dans la base de la main ou du pied, le point de départ de la régénération ne se faisait pas toujours dans le segment zeugopodique également privé de squelette, mais parfois plus haut, à la limite du stylopode. Ceci avait pour conséquence la régénération des os du segment zeugopodique, et pour cause la rétraction extrême de ce segment. Dans la série suivante, il a été laissé intentionnellement en place l'un des os de l'avant-bras, de manière à conserver à ce segment sa rigidité et ses dimensions. Dans ces conditions, en amputant à travers l'autopode désossé, on doit s'attendre à ce que la régénération ait son point de départ immédiatement en arrière, c'est-à-dire dans la partie la plus distale du zeugopode. S'il en est ainsi, il ne doit y avoir régénération que des os de la main, à l'exclusion de l'os de l'avant-bras extirpé. C'est, en effet, ce que l'on constate.

6 animaux de cette série, qui en comptait dix (dont un n'ayant pas régénéré), ont été examinés au point de vue de la régénération du squelette.

2 Tritons ont été opérés le 8 février, amputés le 22 février et radiographiés le 15 octobre 1924. L'os conservé (radius) est venu se placer dans l'axe de l'avant-bras; il s'articule à l'humérus sous un angle de 90 degrés. Chez un animal (Pl. 5, fig. 25), il y a eu régé-

nération d'un carpe dont la partie proximale est formée de deux os situés côte à côte dans le prolongement de l'axe du radius. En tout, ce carpe est formé de 8 os d'apparence régulière (fig. XVIII, 1). L'un d'eux est ossifié et seul visible sur la radiographie. Comme l'ossification des os du carpe régénéré est toujours extrêmement tardive, il est plus que vraisemblable que cet osselet a été laissé au moment de l'extirpation du squelette et appartient ainsi à l'ancien carpe. Le fait qu'il se trouve sur le même plan que l'un des os carpiens régénérés montre que le point de départ effectif de la régénération se trouvait bien situé en arrière de la zone d'amputation. Les doigts 3 et 4 sont plus ou moins soudés. Il y a eu une légère prolifération de la capsule articulaire humérale.

L'autre animal, qui a régénéré trois doigts, présente un gros os situé dans le prolongement du radius (fig. XVIII, 2). Cet os est en forme de croissant et, dans sa concavité, se trouve logé un carpe complet (6 os).

4 Tritons ont été opérés le 8 février, amputés le 15 mai et radiographiés le 15 octobre 1924 (5 mois après l'amputation), puis examinés histologiquement. Chez trois animaux, l'os conservé (cubitus) est resté à sa place et ne se trouve pas dans l'axe de

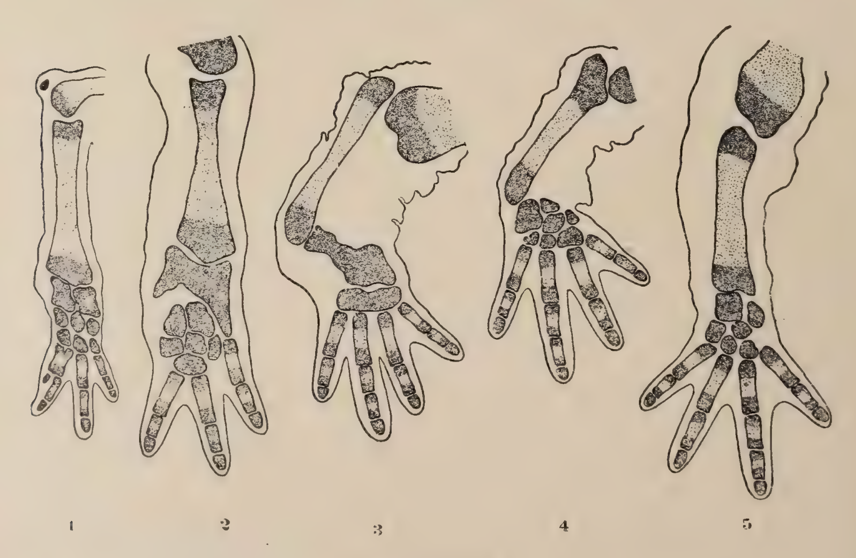


Fig. XVIII

Reconstruction, d'après les coupes, de 5 cas de régénération du squelette, après extraction du radius ou du cubitus et des os du carpe; amputation dans le carpe (série C III).

l'avant-bras. Dans un cas (fig. XVIII, 3), il y a eu régénération de deux gros os du carpe, dont le deuxième, étiré en travers, occupe l'axe de la main et sert de base aux quatre métacarpiens, alors que le premier, placé obliquement, effectue une liaison entre cet os et le cubitus.

Les deux autres ont reformé l'un, un carpe complet, l'autre, un carpe incomplet, occupant leur position normale (fig. XVIII, 4).

Chez le 4me Triton, l'os conservé (radius) est situé dans l'axe de l'avant-bras. Il y a eu régénération d'un carpe presque complet et de 4 doigts (fig. XVIII, 5).

En résumé: Aucun des animaux n'a régénéré l'os de l'avant-bras extrait. Dans tous les cas, il y a eu régénération d'un carpe plus ou moins complet et plus ou moins régulier.

Série C IV. Extraction des os fémur, tibia, péroné, et du tarse, avec amputation dans le pied.

Cette série comprend 6 animaux, dont 4 ont été examinés au point de vue de la régénération du squelette.

Un animal, opéré le 18 janvier 1924, amputé le 10 février, a été radiographié le 15 octobre (régénérat de 8 mois). Il y a eu une très forte rétraction du moignon qui est très plissé. Une partie de l'autopode a été reformée (Pl. 5, fig. 26). Il n'y a pas d'os régénérés sur la radiographie. L'examen histologique montre un tarse régénéré, très irrégulier, et un petit osselet supplémentaire, représentant un reliquat proximal du blastème (fig. XIX, 1).

Deux Tritons, opérés l'un le 28 janvier, l'autre le 14 janvier, amputés le 15 février et le 1er mars, ont été radiographiés le 15 octobre 1924 (environ 7 mois après l'amputation). Ils ont régénéré tout l'autopode. Sur la radiographie, on voit que le moignon contient deux os (Pl. 5, fig. 27). L'examen histologique (fig. XIX, 2) montre que l'un d'eux est un péroné assez réduit, tandis que l'autre est en réalité l'os intermédiaire du tarse, qui s'allonge vers l'arrière, parallèlement au péroné. Le tarse est complet.

Le 4me Triton a été opéré le 6 février, amputé le 15 avril et radiographié le 15 octobre (régénérat de 6 mois). Le moignon est très plissé et il y a eu régénération de 4 doigts. L'examen histologique apprend qu'il n'y a eu régénération que d'un tarse réduit et irrégulier.

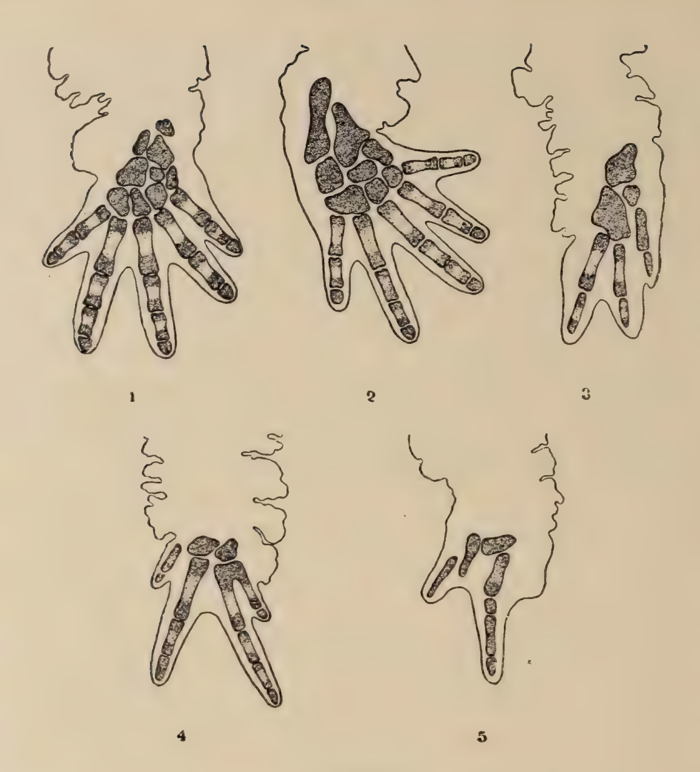


Fig. XIX.

Reconstruction, d'après les coupes, de 5 cas de régénération du squelette après extraction des os fémur, tibia, péroné et du tarse et amputation dans le tarse (série C IV) pour les nos 1 et 2; après extraction des os humérus, radius, cubitus et du carpe et amputation dans le carpe (série C V) pour les nos 3 à 5.

Série C V. Extraction des os humérus, radius, cubitus et du carpe, et amputation dans la main.

6 animaux de cette série ont été examinés au point de vue de la régénération osseuse.

1° 2 Tritons, opérés le 18 mars, amputés le 26 mars, ont été radiographiés le 15 octobre 1924 (7 mois après). Ils ont reformé l'avant-bras et la main. Par suite d'une amputation effectuée trop haut, le moignon s'est trouvé réduit au segment stylopodique. Il y a eu régénération d'un nodule huméral, situé dans le moignon, ainsi que du radius et du cubitus. La main a un carpe irrégulier.

Par suite du niveau d'amputation, ces cas seraient à rattacher à la série A II.

2° 4 Tritons n'ont extérieurement régénéré que les doigts. Le moignon est long et plissé. Il n'y a pas d'os visibles sur la radiographie, sauf les métacarpiens (Pl. 5, fig. 28). L'examen histologique montre que deux de ces animaux, opérés le 9 février 1924, amputés le 15 mai et radiographiés 5 mois plus tard, ont reformé un carpe incomplet; chez l'un d'eux (fig. XIX, 3) en particulier, qui avait régénéré trois doigts, ce carpe est formé de trois os irréguliers dont deux sont très volumineux. Un Triton, opéré le 31 avril et amputé le 5 juin (radiographié 4 mois plus tard), a régénéré deux os carpiens (fig. XIX, 4). Le 4me Triton, opéré le 9 février, amputé le 2 mars et radiographié 7 mois après, n'a reformé qu'un seul os carpien (fig. XIX, 5); cet animal n'a régénéré qu'un seul doigt. Il n'y a eu aucune régénération des os du zeugopode.

Résumé des séries C IV et C V (Extraction des os du stylopode, du zeugopode et de l'autopode, avec amputation dans l'autopode).

10 animaux ayant subi cette opération ont été examinés au point de vue des os régénérés.

2 Tritons ont été amputés dans le zeugopode, et la régénération a eu comme point de départ le segment stylopodique (nodule huméral, radius, cubitus).

2 animaux, amputés au haut de l'autopode, ont régénéré un petit péroné, et l'os intermédiaire se prolonge en arrière dans le moignon. Tous les autres Tritons (6) ont régénéré un nombre plus ou moins grand d'os carpiens (ou tarsiens), de forme irrégulière, 2 à 4 os en général, mais n'ont pas reformé les os du zeugopode. Il n'y a donc eu, dans la majorité des cas, régénération que de la main ou du pied, à l'exclusion des autres pièces osseuses.

Série C VI. Extraction du scapulum, des os humérus, radius, cubitus, et du carpe, avec amputation dans la main désossée.

Cette série comprend 9 animaux qui ont tous été examinés au point de vue de la régénération des os.

1° 3 Tritons ont été opérés le 21 janvier 1924, amputés le 15 mai

et radiographiés le 15 octobre (5 mois après l'amputation). Dans les trois cas, le moignon est très long, plissé, et l'animal a régénéré trois doigts. Il n'y a ni ceinture scapulaire, ni humérus, ni radius, ni cubitus visibles sur la radiographie (Pl. 5, fig. 29). Quant aux os carpiens, ils ne sont pas encore suffisamment ossifiés. A l'examen histologique (fig. XX, 1), on voit qu'il y a eu néoformation d'un carpe irrégulier contenu en partie dans le moignon.

2º Un animal, opéré le 2 février, amputé le 20 février 1924, a été radiographié 8 mois après (15 octobre). Cet animal a régénéré un demi-autopode. Le moignon est long. Il n'y a pas d'os visibles sur la radiographie. Les coupes nous font voir qu'il y a eu régénération d'un carpe entier, situé en partie dans le moignon (fig. XX, 2).

3º Un Triton, opéré le 22 janvier, amputé le 2 mai, a été radio-

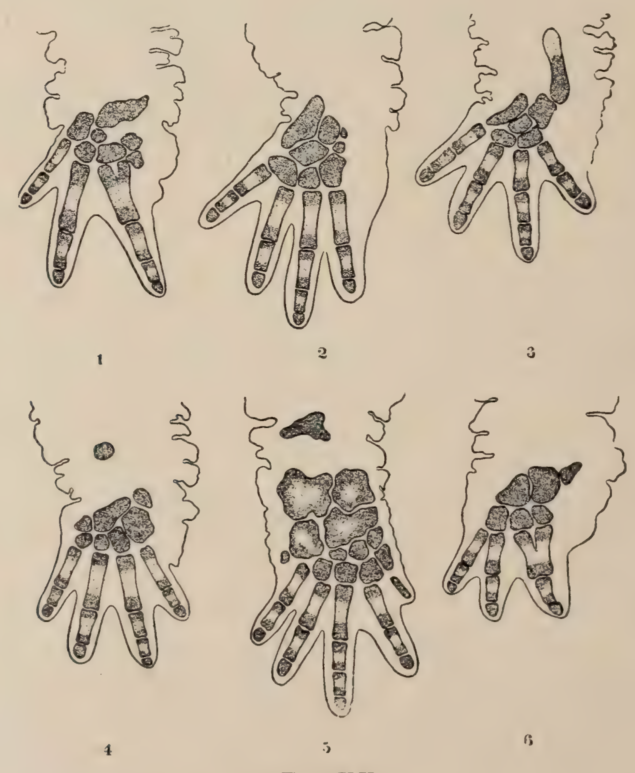


Fig. XX.

Reconstruction, d'après les coupes, du squelette régénéré, dans 6 cas, après extraction de tous les os de la patte antérieure, y compris le scapulum et amputation dans le carpe (série C VI).

graphié le 15 octobre. La radiographie montre la présence d'un petit os, paraissant représenter un cubitus, dans le moignon. Sur les coupes, on constate que ce cubitus est incomplet et qu'il n'y a pas de radius (fig. XX, 3). Le carpe est régulier, composé de 5 os. Le cubitus, ainsi qu'une partie du carpe, sont contenus dans le moignon.

4° 2 animaux, opérés le 9 février, amputés le 15 mai et radiographiés le 15 octobre, n'ont extérieurement régénéré que des doigts. Le moignon est très long. L'un d'eux montre à la radiographie un petit nodule osseux, contenu dans le moignon, qui paraît être une esquille laissée en place au moment de l'opération. Il y a eu régénération d'un carpe incomplet, mais volumineux (fig. XX, 4).

En ce qui concerne l'autre animal, la radiographie (Pl. 5, fig. 30) montre que le moignon contient quelques os carpiens, dont l'état d'ossification avancé permet de présumer qu'il s'agit en réalité d'os du carpe primitif, qui n'aurait pas été bien extrait. L'examen histologique (fig. XX, 5) révèle la présence de 4 os carpiens ossifiés et de 7 autres os du carpe beaucoup plus petits et cartilagineux qui semblent régénérés, alors que les autres auraient été conservés à la suite d'une extraction incomplète. Il existe, en outre, au milieu du moignon, un nodule cartilagineux irrégulier, assez éloigné du carpe.

5° Un Triton a été opéré le 23 avril, amputé le 17 mai et radiographié le 15 octobre. Il n'a régénéré extérieurement que des doigts; le moignon est très long. On ne voit pas d'os sur la radiographie. L'examen histologique (fig. XX, 6) montre un carpe déformé et incomplet. Il y a, en outre, un petit os cartilagineux ne faisant pas partie de ce carpe et situé sur le côté et non en arrière de celui-ci. Il s'agit évidemment d'un reliquat du blastème squelettogène.

En résumé: En ne tenant pas compte du cas douteux dans lequel une partie de l'ancien carpe semble avoir été conservée, sur 7 animaux, un seul a régénéré un carpe complet d'aspect normal. 3 autres ont régénéré un carpe irrégulier, plus ou moins incomplet, et deux de ceux-ci présentent un petit os cartilagineux qui n'est pas un os carpien, mais un reliquat du matériel osseux. Les 3 autres Tritons n'ont régénéré qu'un ou deux os du carpe.

En outre, trois animaux présentent un nodule cartilagineux à l'intérieur du moignon, assez éloigné des os régénérés pour qu'il semble possible d'affirmer que ces nodules sont situés en arrière

du point de départ du bourgeon régénératif, qu'ils n'en ont donc point fait partie, et qu'ils sont probablement dus à un remaniement, accompagné de prolifération, de quelque esquille détachée au cours de l'opération. Il est à noter que ces nodules n'ont à aucun moment contracté de relations avec la partie squelettique régénérée.

Dans aucun cas, sauf chez un animal où il y a un osselet analogue au cubitus, les os du zeugopode n'ont été régénérés, même à l'état rudimentaire.

Résumé des séries C (amputations dans l'autopode).

Il convient de mettre à part la série C III (extraction d'un seul os du zeugopode et du carpe entier), dans laquelle le moignon désossé ne comprenait au fond que le segment autopodique excessivement court, raccourci encore par la rétraction; le cône de régénération, qui débute toujours à une certaine distance en arrière du niveau de section, a eu comme point de départ la partie tout à fait proximale du segment autopodique. Il n'est donc pas étonnant qu'il y ait eu, dans tous les cas, formation d'un carpe complet (comparer avec les séries B I et B II).

Dans les séries C IV, V et VI, portant sur 18 animaux qui ont été amputés à travers l'autopode désossé, et dont le zeugopode, le stylopode et, dans la dernière série, le segment basilaire étaient eux-mêmes privés de squelette, on peut dire que, dans presque tous les cas, la régénération s'est faite à partir de l'extrémité distale du zeugopode ou à partir de l'autopode, et a abouti à la reconstitution des pièces squelettiques de la main ou du pied (12 sur 18). Il n'y a eu formation d'une partie du squelette zeugopodique que dans trois cas (un seul os). Dans un cas, ce squelette n'était représenté que par un simple nodule. Il faut mettre à part deux autres cas où les os du zeugopode avaient été entièrement régénérés, mais dans lesquels l'amputation avait été faite beaucoup trop haut, dans le stylopode.

Dans les séries C I et C II, où l'extraction des os avait porté sur le zeugopode et l'autopode, il y a eu 8 cas de régénération de l'autopode seul (3 avec nodule résiduel en arrière), 3 cas où le zeugopode a été partiellement reconstitué et 1 cas où les 2 os zeugopodiques ont été tous deux régénérés.

En tout, sur 31 animaux, les potentialités propres au zeugopode

(régénération du squelette de l'autopode) ont été seules manifestées dans 21 cas (dans 4 d'entre eux, il y a eu un petit reliquat du massif squelettogène, qui a formé en arrière un petit nodule cartilagineux). Dans 7 cas, la régénération, partie d'un point plus proximal, a abouti à la reconstitution d'un seul os, plus ou moins complet, du zeugopode. Enfin, parmi les 3 cas où la régénération est partie du stylopode et a abouti à la reconstitition des deux os zeugopodiques, deux sont certainement dus à une amputation faite directement dans le stylopode.

La fréquence des cas où l'autopode régénéré est incomplet, en ce qui concerne les os du carpe ou du tarse et parfois le nombre des doigts, tend à montrer que souvent la régénération est, en fait, partie de la limite entre le zeugopode et l'autopode, ou de la base de l'autopode lui-même. Cette série montre donc bien, en ce qui concerne la partie distale du membre, la diminution progressive des potentialités régénératives le long de l'axe du membre.

Chapitre VI.

DISCUSSION DES RÉSULTATS: LES POTENTIALITÉS RÉGÉNÉRATIVES DES SEGMENTS DU MEMBRE

Les faits rapportés dans la première partie de ce travail ont établi, d'une façon indiscutable, que la régénération se fait très régulièrement à partir d'un segment de membre privé de son squelette. Déjà Fritsch (1911) avait montré que, chez les larves de Salamandres et de Tritons, la patte peut être régénérée à partir de l'épaule dont on a extrait le scapulum. Travaillant sur le Triton, Weiss (1922) avait constaté des faits analogues après extraction de l'humérus, ou de l'humérus et du scapulum. Mes recherches, qui ont porté sur un nombreux matériel, m'ont permis de montrer que ce qui est vrai de la patte antérieure s'applique également au cas du membre postérieur, que, de plus, la capacité de régénération, en l'absence de squelette, s'observe non seulement dans le cas de l'épaule ou du segment stylopodique du membre, mais aussi, dans le cas où la régénération se fait à partir de segments plus distaux, de l'avant-bras ou de la jambe (zeugopode), de la main ou du

pied (autopode). Même lorsqu'on a complètement enlevé le squelette d'une patte antérieure (scapulum, humérus, radius et cubitus, carpe), une amputation, faite à travers la partie basilaire de la main est encore suivie de régénération.

L'ensemble des faits montre indiscutablement que le squelette qui se forme dans la partie régénérée est un squelette de nouvelle formation se différenciant sur place, aux dépens d'un blastème squelettogène qui n'a aucun lien génétique avec le squelette ancien. La différenciation de ce squelette donne ainsi directement la mesure des capacités de régénération propres à chaque segment du membre. La méthode de l'extraction préalable du squelette ancien se présente ainsi comme un procédé particulièrement fécond pour l'analyse de ces potentialités.

Il est, en effet, un fait très général qui se dégage de l'ensemble de mes recherches, c'est qu'il existe une différence certaine, pour un même niveau d'amputation, entre le squelette régénéré en présence de l'os du segment et le squelette néoformé en l'absence de cet os. Dans le premier cas, la régénération est, dans l'ensemble, plus totale, en ce sens que le segment amputé est toujours complété avec régénération de sa propre pièce squelettique. Si, par exemple, on a amputé à travers le bras, renfermant l'humérus, il y a non seulement régénération de l'avant-bras et de la main, avec leur squelette caractéristique, mais le bras est lui-même reconstitué, ainsi que la portion d'humérus emportée par la section. Dans la majorité des cas, la même opération, effectuée sur un bras privé d'humérus, entraîne la régénération de l'avant-bras et de la main avec leurs pièces squelettiques, mais l'humérus n'est pas reformé, la partie manquante du bras n'est pas régénérée et la patte reste ainsi toujours plus courte que dans le cas précédent.

Cela revient à dire qu'en l'absence de son squelette, le bras manifeste ses potentialités régénératives propres; lorsqu'au contraire l'humérus est conservé, la présence de sa surface de section, en avant de laquelle se différencie le blastème squelettogène, entraîne, par une action mécanique que je chercherai plus loin à préciser, en tenant compte des résultats fournis par les greffes d'os, une modification de la différenciation du blastème de régénération. Tout se passe, en effet, comme s'il se faisait alors un partage entre la tendance du blastème à former uniquement le squelette des segments plus distaux, et une attraction des éléments de ce blastème

par la surface osseuse située plus en arrière et qui accapare une certaine partie de la masse en évolution.

Cette différence, que je préciserai plus loin dans une discussion analytique des résultats fournis par chaque segment du membre, n'a pas été observée par P. WEISS (1925), le seul auteur qui se soit occupé de cette question. D'après lui, si l'on ampute les deux pattes au même niveau, l'une sans os, l'autre avec os, il y aurait, des deux côtés, régénération exactement des mêmes parties squelettiques. Si l'humérus, du côté ayant conservé son squelette, a été amputé dans sa partie moyenne, il y a régénération non seulement de l'avant-bras et de la main, mais de la moitié distale de l'humérus. Parallèlement, du côté privé de squelette, il y a régénération en arrière de l'avant-bras, d'une moitié distale d'humérus. Cela revient à dire qu'en l'absence comme en la présence du squelette, chaque niveau d'amputation régénérerait exactement les parties manquantes. A vrai dire, le cas observé par P. WEISS se rencontre parfois, mais je ne puis le considérer comme général.

De mon côté, l'étude du squelette régénéré, faite d'abord uniquement sur des radiographies, m'avait conduite (V. BISCHLER et E. GUYÉNOT, 1925) à des conclusions qui me paraissent aujourd'hui trop absolues. Cela tient à ce que la radiographie ne permet d'observer que les parties déjà ossifiées du squelette régénéré. L'étude, faite par la méthode histologique, des mêmes pièces, m'a montré que souvent, en arrière, par exemple, d'un radius et d'un cubitus seuls visibles sur la radiographie, se trouve une petite pièce cartilagineuse représentant, par sa situation topographique, sinon par sa forme, une portion d'humérus. Ces constatations nouvelles, exposées en détail dans les chapitres qui précèdent, m'amènent à introduire une légère modification dans mes conclusions premières trop absolues. Ces faits nouveaux paraissent d'ailleurs de nature à fournir une base précieuse pour l'interprétation du mécanisme de différenciation du blastème squelettogène.

L'intérêt principal des résultats fournis par l'examen histologique est d'enlever aux segments de membre, considérés en tant que territoires de régénération, la valeur de parties présentant une différence d'essence, ayant une constitution spécifique et des limites strictement définies. Il ne semble pas que l'on puisse considérer le territoire bras comme manifestant toujours, où qu'on le coupe, les

mêmes potentialités régénératives définies. Tantôt il ne produit que le squelette de l'avant-bras et de la main, tantôt on observe un reliquat squelettique représentant une portion plus ou moins étendue d'humérus. Il existe, par rapport à ces potentialités de régénération, une certaine possibilité de régulation dont nous chercherons à comprendre le mécanisme.

Si, en introduisant la notion de potentialité de régénération des divers segments des membres, je ne faisais allusion qu'au fait qu'après amputation chaque segment régénère seulement les parties enlevées par l'amputation, cela ne nous apprendrait rien de plus que la simple et banale observation de ce qui se passe lorsqu'on ampute une patte renfermant son squelette normal. Personne ne peut s'attendre à ce qu'après amputation dans la base de la main, désossée ou non, le régénérat donne naissance, à ce niveau, à une patte complète avec son humérus, son radius, son cubitus et le squelette de la main. Sans doute, cette limitation de la régénération est une première expression des potentialités des segments, mais qui est depuis longtemps familière à tous les biologistes. Le fait précis qui m'a frappée est que — dans les conditions typiques — l'amputation pratiquée à travers un segment désossé entraîne la régénération du squelette des segments suivants, mais non celle du squelette du segment opéré lui-même. Toutefois, cette relation n'apparaît que si le niveau réel de régénération coïncide, ou à peu près, avec le niveau d'amputation. Il ne faut pas, en effet, perdre de vue que, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer à plusieurs reprises, le segment de membre privé de squelette subit, non seulement un raccourcissement considérable par suite de la rétraction de ses muscles désinsérés, mais aussi souvent des remaniements étendus. Nombre de fibres musculaires sectionnées peuvent dégénérer, ce qui entraîne une désorganisation partielle de la musculature; des nerfs peuvent être blessés au cours de l'opération ou subir une forte rétraction après l'amputation. Par suite du raccourcissement général, des étages successifs du segment peuvent se trouver pratiquement ramenés, et d'une façon inégale pour chacun, sur un même plan. Il faut en outre songer qu'après amputation dans ce membre en partie désorganisé, il se fait une nouvelle dégénérescence d'éléments intéressés par la section. Toutes ces conditions font que souvent le point de départ de la régénération, c'est-à-dire le lieu où se forme le blastème squelettogène, peut se trouver

reporté très en arrière de la surface d'amputation, au point d'appartenir au segment situé plus proximalement.

Ces considérations ne sont pas une simple vue de l'esprit; elles résultent notamment de deux sortes d'observations. C'est, d'une part, un fait très général que les pièces squelettiques régénérées se trouvent en grande partie, sinon totalement, à l'intérieur du moignon, c'est-à-dire à l'intérieur du segment amputé. Sans doute, on peut penser que dès que des muscles s'insèrent sur les nouvelles ébauches squelettiques, leur contraction peut en amener le déplacement dans le sens proximal, mais cette explication est certainement insuffisante. Une semblable action, qui doit se rencontrer dans certains cas, ne peut entrer en jeu que très tardivement, lorsque les pièces squelettiques sont déjà complètement différenciées et qu'un début d'état fonctionnel a fait son apparition. D'ailleurs, les examens pratiqués sur nombre de régénérats très jeunes, alors qu'il ne peut être question d'insertion des anciens muscles sur des ébauches encore en pleine voie de différenciation, montrent nettement que c'est bien à l'intérieur du moignon, *et souvent très*

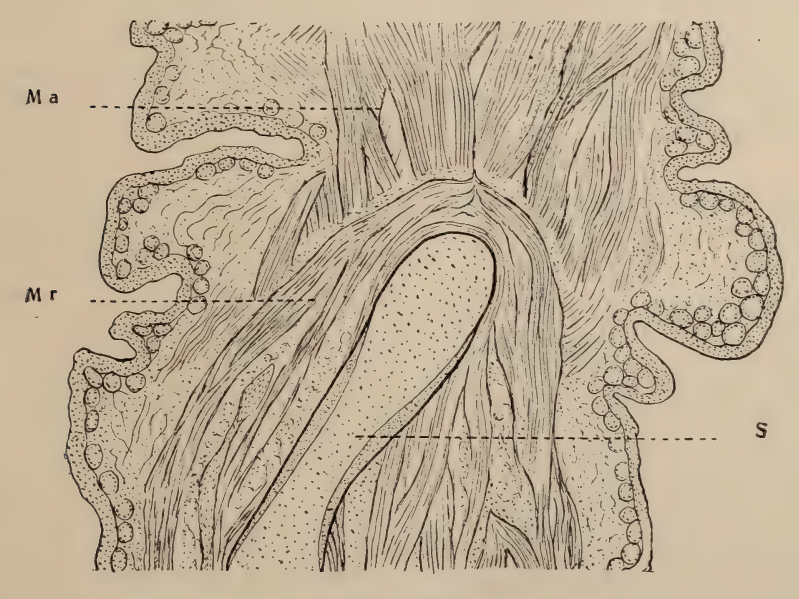


Fig. XXI.

Dessin demi-schématique d'une coupe montrant l'inclusion des parties régénérées à l'intérieur du moignon stylopodique : M a, muscles anciens; M r, muscles régénérés; S, squelette néoformé.

en arrière de la surface d'amputation, que s'est trouvé constitué le blastème squelettogène. Certains cas sont, à ce point de vue, particulièrement démonstratifs (fig. XXI). A l'intérieur du moignon, on aperçoit les anciens muscles désinsérés et rétractés, tandis que toute la zone de nouvelle formation, comprenant l'ébauche du squelette et des muscles nouveaux, dessine, par son ensemble, une sorte de cône, à sommet proximal, occupant l'axe du moignon, dont les parties périphériques sont seules conservées.

C'est une règle pratiquement absolue qu'après extraction du squelette, le point de départ effectif de la régénération se fait toujours plus ou moins en arrière de la surface d'amputation.

On comprend alors que si le segment siège de l'amputation est très court, c'est pratiquement le segment antécédent qui sera le siège effectif de la régénération. Aussi, après amputation dans la main, c'est l'avant-bras, surtout dans les cas où il a conservé son squelette et par suite ses dimensions, qui fournira le matériel de régénération. Si, au contraire, l'avant-bras a été lui-même désossé, il subit un raccourcissement parallèle à celui de l'autopode et, dans certains cas favorables, c'est ce segment autopodique lui-même qui servira de point de départ à la régénération.

Ces remarques indispensables pour la compréhension de ce qui suivra étant faites, je passerai à l'examen des résultats observés dans les différentes séries.

A. *Régénération après amputation dans le stylopode (bras ou cuisse).*

Nous devons envisager que la régénération partira, suivant les cas, soit du stylopode, soit du segment plus proximal (épaule ou bassin). Etant donnée la longueur du segment, nous devons nous attendre à une forte proportion de régénérations à point de départ stylopodique. Les faits sont les suivants:

1° Sur 152 expériences, dans 47 cas il n'y a eu régénération que des os du zeugopode et de l'autopode. Il n'y a pas trace de régénération du fémur ou de l'humérus. Ce résultat négatif, bien que n'ayant été observé que dans 30 % des cas, n'en est pas moins très suggestif. Il montre que le stylopode, point de départ de la régénération, a régénéré le squelette des segments plus distaux, mais non son propre squelette. On pourrait objecter que cela est

dû à ce que l'amputation aurait été pratiquée à l'extrémité tout à fait distale du bras; mais cette interprétation est contredite par les registres d'expériences et aussi par le fait que le radius et le cubitus, ou le tibia et le péroné néoformés se trouvent toujours, en partie au moins, dans le moignon, c'est-à-dire ont été formés à partir d'un blastème localisé dans la portion moyenne du stylopode.

2º Dans 71 cas, il n'y a eu également régénération que des os du zeugopode et de l'autopode, mais en arrière du tibia et du péroné, ou du radius et du cubitus, se trouve un petit nodule cartilagineux, invisible sur la radiographie, dont la forme, les dimensions, les rapports sont très variables. Par sa situation topographique, ce nodule mériterait le nom de nodule huméral ou fémoral, bien qu'il n'ait pour ainsi dire jamais une forme rappelant celle de l'épiphyse distale de l'os stylopodique. Comment l'interpréter ? On pourrait penser que sa présence est due à ce que l'amputation a été faite un peu plus haut que dans le cas précédent, mais toujours dans la partie distale du stylopode, et que ce nodule représente juste la petite portion d'humérus ou de fémur qui aurait été enlevée par la même section sur un membre témoin. Cette interprétation est formellement contredite par le fait que ce nodule, ainsi d'ailleurs que la plus grande partie des os zeugopodiques, se trouve à l'intérieur du moignon, dans la zone moyenne et même proximale du stylopode.

L'interprétation la plus satisfaisante me paraît être la suivante: pour un niveau donné servant de point de départ à la régénération, le blastème squelettogène a, en moyenne, une certaine masse définie. Dans cette masse se différencient, en direction centrifuge, d'abord les os du zeugopode, puis ceux de la main et du pied; si la masse est juste suffisante pour la formation de ces parties, elles seront seules réalisées et le stylopode manifestera ainsi directement ses potentialités régénératives. Si la masse est un peu plus considérable, il restera, en arrière de la zone en différenciation, un reliquat de matériel formatif, dont l'évolution sera assez variable. Tantôt ce matériel reste soudé à l'un des os zeugopodiques (fig. VII, 1 et 5) qui aura ainsi une extrémité proximale anormalement grosse, renflée ou recourbée; tantôt il reste uni aux deux os zeugopodiques qui sont ainsi soudés à la masse résiduelle (fig. VI, 1 et VIII, 5); tantôt, enfin, il se sépare des os du zeugopode sous la

forme d'un nodule indépendant, se mettant en relation avec l'un des os du zeugopode ou avec les deux; parfois ce reliquat, de volume variable, peut même former deux petites masses cartilagineuses indépendantes (fig. VI, 7).

On voit comment, de l'analyse de ces cas, il semble se dégager cette notion que les potentialités régénératives d'un segment sont fonction de la masse du blastème squelettogène qui se forme sur place. Le résultat ne sera pas toujours un tout ou rien, comme ce serait le cas si les segments avaient chacun une constitution spécifique propre, mais présentera une certaine échelle de variabilité, comme la masse du blastème lui-même.

Me basant sur ces données, je considère que les deux premières catégories de faits que je viens d'examiner correspondent également à une régénération à point de départ stylopodique, sans reconstitution de l'os de ce segment. Ce résultat a été obtenu dans 118 (47 + 71) cas sur 152, c'est-à-dire dans 77 % des essais.

3º Dans 14 animaux, l'os stylopodique a été entièrement reconstitué; c'est un os normal, s'articulant avec le bassin, c'est-à-dire appartenant non seulement au stylopode, mais à la partie basilaire du membre. Sa localisation indique que sa régénération, qui se fait par différenciation centrifuge, a eu son point de départ dans un blastème élaboré par le territoire de la ceinture. Ces cas s'observent lorsque le stylopode a été amputé très haut, près du bassin ou de l'épaule, soit primitivement, soit à la suite d'une deuxième amputation, nécessitée par une infection de la première surface de section. Le membre est entièrement régénéré, exprimant ainsi les potentialités régénératives des territoires pelvien ou scapulaire.

4º Enfin, dans 20 cas, il y a eu une régénération partielle de l'os stylopodique, portant sur la partie distale de cet os. La signification de cette régénération est plus incertaine. On peut cependant indiquer que la quantité d'os régénéré (le tiers, le quart, la moitié) n'est nécessairement fonction ni du niveau d'amputation, ni de la situation de l'os dans le moignon; ce dernier occupe, en effet, toujours dans le stylopode une situation plus proximale que celle qu'il devrait présenter, cette partie distale se trouvant dans la portion moyenne ou proximale du segment. La morphologie de cet os donne quelques indications; dans la plupart des cas, sa portion épiphysaire est bien développée, de forme normale, mais sa partie diaphysaire se termine en pointe plus ou moins effilée; ce n'est

que dans des cas exceptionnels que la diaphyse est limitée, en arrière, par une surface nette, comme si l'os avait été sectionné.

L'interprétation qui me paraît la plus convenable est de considérer la formation de cet os partiel comme représentant le développement limite des nodules stylopodiques observés dans la deuxième catégorie de résultats. On conçoit, en effet, que, si la masse du blastème formateur a été plus grande que normalement, il reste en arrière des ébauches des os zeugopodiques une masse assez considérable qui se différencie secondairement, vraisemblablement en direction centripète, formant d'un humérus ou d'un fémur tout ce qui peut en être constitué, et se terminant, par épuisement du matériel formateur, par une extrémité proximale effilée. Cette interprétation est encore confirmée par cette remarque importante que les nodules résiduels des os stylopodiques partiels subissent une différenciation et notamment une ossification plus tardives que celles des os zeugopodiques, régénérés en direction centrifuge.

Ainsi envisagés, ces cas où le reliquat a incontestablement pris les caractères d'un os stylopodique, apparaissent comme une nouvelle preuve de ce fait que les potentialités différentielles des segments ne doivent pas être considérées comme résultant de différences spécifiques absolues, mais s'expriment par la formation d'une certaine masse moyenne de blastème squelettogène, donnant un nombre limité et approximativement défini de pièces squelettiques.

B. *Régénération après amputations au ras de la ceinture scapulaire.*

Je n'ai effectué l'extirpation de l'os de la ceinture que sur l'épaule. Ici le point de départ de la régénération est toujours nécessairement le territoire scapulaire. Dans tous les cas, la patte est entièrement régénérée; il y a formation d'un humérus complet, du radius, du cubitus et des os de la main.

Je dois ici distinguer deux cas. Dans le premier (série A III, 23 Tritons), l'amputation ayant été faite dans le milieu du bras, la régénération a son point de départ habituel dans le stylopode et aboutit soit à une régénération du zeugopode sans trace d'os stylopodique (6 cas), soit à la formation d'un petit nodule huméral cartilagineux (6 cas), soit à la formation d'un humérus partiel (9 cas). Parfois, cependant, l'amputation ayant été faite très haut,

la régénération est partie de l'épaule et a reproduit entièrement l'humérus (2 cas). Dans toute cette série, l'os de la ceinture n'a naturellement pas été régénéré.

Dans une deuxième série, dont je n'ai encore parlé que dans la première partie (série D), j'ai fait l'extraction du scapulum et de l'humérus et amputé, non plus dans le bras, mais au ras de l'épaule. Ici la régénération est toujours à point de départ scapulaire. Le squelette de la patte est entièrement reconstitué, à l'exclusion de l'os du segment régénérateur, c'est-à-dire du scapulum (fig. XXII, 3). Cependant, ici encore, on doit s'attendre, si l'interprétation présentée de la relation entre le niveau de régénération et la masse du blastème formateur est exacte, à ce que, dans certains cas, une partie de la masse inutilisée pour la différenciation centrifuge des os de la patte constitue un reliquat, pouvant évoluer en un scapulum partiel. C'est, en effet, ce qui s'est produit dans 10 cas sur 20 (fig. XXII, 1 et 2) où, en arrière de l'humérus, se trouve une petite portion de scapulum. Le contraste entre le résultat de cette série et celui de la série A III met bien en valeur les potentialités différentielles du stylopode et du territoire scapulaire.



Fig. XXII.

Radiographies de 3 Tritons ayant subi l'extraction du scapulum et de l'humérus et amputés au ras de l'épaule : 1, régénération d'un morceau d'omoplate ; 2, régénération d'un nodule scapulaire ; 3, absence de régénération de l'omoplate.

C. *Régénération après amputation dans le zeugopode (avant-bras ou jambe).*

Le segment zeugopodique est naturellement court; après extraction des os, il subit une rétraction considérable qui le réduit au point de le rendre absolument indistinct. On doit s'attendre à ce que, dans la majorité des cas, l'amputation faite dans ce segment rétracté ne laisse en arrière d'elle qu'une très mince zone zeugopodique, de telle manière que le point de départ de la régénération sera, en réalité, dans le stylopode. Ceci sera d'autant plus vrai que le stylopode aura, par rapport au zeugopode ratatiné, conservé son squelette et par suite sa rigidité et tous ses rapports.

Si, en effet, on envisage les séries (B I, B II) rentrant dans cette dernière catégorie, où seuls les os zeugopodiques ont été extraits, tandis que le stylopode est resté intact, on constate que la régénération a, dans 24 cas sur 31, un point de départ stylopodique; il y a alors régénération, non seulement du squelette de la main ou du pied, mais encore des deux os radius et cubitus ou tibia et péroné. Toutefois, dans 7 cas, la régénération a un point de départ plus distal; elle aboutit à la formation du squelette de la main, tandis que la partie résiduelle du blastème forme soit un simple nodule cartilagineux (avec un grand espace entre la main et l'humérus, correspondant au reste du segment zeugopodique), soit un os unique ressemblant à l'un des os du zeugopode, parfois fragmenté en deux pièces situées bout à bout et pouvant être accompagné d'un petit nodule latéral. Il est très remarquable que, dans ces derniers cas, la masse résiduelle a été utilisée pour la formation d'une seule pièce osseuse. Si, au contraire, cette régénération partielle des os zeugopodiques était fonction du niveau d'amputation dans le segment désossé, on devrait avoir toujours côte à côte les deux extrémités distales du tibia et du péroné, ou du radius et du cubitus. Il est également remarquable que, dans un cas, la masse résiduelle est restée soudée à l'un des os carpiens, qui se prolonge en arrière sur une certaine longueur, parallèlement au cubitus régénéré.

Dans les autres séries (B III, IV et V), l'os stylopodique ayant été extirpé en même temps, le segment du bras ou de la cuisse a subi une rétraction qui a, en quelque sorte, contribué au maintien du volume relatif du zeugopode désossé. Dans ces conditions, sur

30 cas, il y a 22 régénérations ayant leur point de départ dans le zeugopode. Ici encore, il y a une certaine variabilité dans l'étendue des pièces osseuses régénérées. Dans 8 cas, seuls les os de l'autopode ont été reformés, à l'exclusion absolue de ceux du zeugopode. Ces résultats traduisent directement les potentialités régénératives du segment zeugopodique: régénération des os de la main ou du pied seulement. Dans 14 cas, la masse du blastème étant plus grande que ce qui était strictement nécessaire, il reste, en arrière, une certaine quantité de tissu formateur qui est utilisée de façons variables: dans deux cas, il ne s'agit que d'un petit nodule situé en arrière de l'autopode; dans 12 cas la quantité de blastème résiduel a été suffisante pour former l'un des os du zeugopode, en partie ou en totalité, avec parfois l'indication de l'autre os sous l'aspect d'un petit nodule latéral. Dans aucun cas, on ne constate une restauration symétrique des extrémités distales des deux os, comme cela aurait lieu si la conception de P. Weiss était exacte.

Enfin, dans 8 animaux, la régénération a débuté dans le stylopode même, et a abouti à la régénération complète des deux os de la jambe ou de l'avant-bras.

D. *Régénération après amputation dans la base de l'autopode (main ou pied).*

Il faut distinguer deux catégories d'expériences, selon qu'au cours de l'extirpation du carpe ou du tarse on a enlevé ou non les os du zeugopode.

Dans le cas (série C III) où l'avant-bras a conservé un de ses os, ce qui est suffisant pour maintenir les rapports de ses parties molles et lui assurer sa rigidité normale, le segment autopodique extrêmement court est virtuellement réduit à rien et la régénération se fait à partir de la portion distale du zeugopode. Il y a alors, dans tous les cas, reconstitution du squelette complet du carpe, mais il est très intéressant de noter que l'os zeugopodique absent n'est en aucune manière régénéré. C'est une nouvelle preuve que le zeugopode ne régénère pas son propre squelette.

Dans les autres séries (C. I, II, IV, V et VI), en même temps que le squelette du carpe et du tarse, celui du zeugopode et parfois des segments situés plus en arrière, a été extrait. Ici encore, dans la plupart des cas, eu égard à l'extrême brièveté de la portion auto-

podique conservée, la régénération se fait à partir du zeugopode. Celui-ci manifeste ses potentialités propres en ne régénérant que l'autopode. Cependant, dans 11 cas, il y a un reliquat de tissu formateur, qui aboutit soit à la formation d'un os zeugopodique unique, plus ou moins complet (7 cas), soit à un simple nodule cartilagineux supplémentaire, situé en arrière du tarse ou du carpe (4 cas).

Parmi les 21 cas où la régénération n'a reconstitué que l'autopode, 19 ont leur point de départ réel dans l'autopode lui-même. On constate alors que le carpe ou le tarse régénérés sont incomplets, avec parfois, corrélativement, un nombre de doigts inférieur à la normale. Il est à remarquer que ces cas, où les os de la main ou du pied sont incomplets, ne s'observent que lorsqu'il n'y a eu aucun indice de régénération des os situés plus proximalement. La régénération à point de départ autopodique s'est donc faite aux dépens d'un blastème de masse réduite, généralement insuffisante pour la reconstitution complète de l'extrémité terminale du membre.

De l'ensemble des faits que je viens d'analyser, il résulte qu'il est bien exact, en principe, que chaque segment du membre est capable de régénérer le squelette des parties plus distales, mais non son propre squelette. Cette relation s'observe avec une fréquence d'autant plus grande que le segment amputé est plus long ou a été mieux conservé, c'est-à-dire qu'il y a plus de chances que le niveau effectif de régénération se trouve dans le même segment que celui qui a été le siège de l'amputation.

Cette loi peut être masquée par deux sortes de phénomènes:

a) Dans une première série de cas, le niveau réel de régénération se trouve reporté dans le segment plus proximal et il y a alors régénération des os correspondant au segment amputé; mais ceci est dû à ce que la régénération vient du segment antécédent et nous avons là une confirmation indirecte de la loi précédente.

b) Dans une deuxième série de cas, la masse du blastème qui doit se différencier en donnant le squelette du ou des segments situés plus distalement se trouve plus considérable qu'il n'est nécessaire, et cela à des degrés très variables. Il reste alors, après utilisation du blastème par la régénération proprement dite, une certaine quantité de tissu formateur qui peut se souder aux os régénérés en leur donnant un aspect anormal, ou évoluer en formant un ou

plusieurs nodules cartilagineux ou osseux, ou enfin former une portion du squelette appartenant au segment siège de la régénération. Dans tous les cas, ces portions squelettiques résiduelles, dont la présence correspond à une sorte de régulation partielle, par rapport aux potentialités exprimées par les divers segments, se différencient en direction centripète, s'ossifient plus lentement et plus tardivement que les os qui ont été directement produits par l'évolution primitive et directe du blastème squelettogène. Cette régulation, qui fait très souvent défaut, n'est jamais que partielle et reste strictement limitée au segment qui est le siège de la régénération. Même si les autres segments plus distaux sont privés de squelette, celui-ci n'est jamais reconstitué. Après extraction des os de tout le membre antérieur, il peut y avoir, outre la formation du squelette de la main, reconstitution partielle, par régulation, du squelette de l'avant-bras, mais jamais l'humérus ni le scapulum ne sont régénérés. Ceci montre bien encore qu'il n'y a régénération que des segments enlevés par l'amputation et que la formation inconstante et partielle de parties osseuses dans le segment amputé n'est qu'un phénomène secondaire.

Il faut, d'ailleurs, noter que la masse du blastème régénérateur du squelette peut être, dans de rares cas, inférieure à la normale, si bien que la régénération non seulement ne porte que sur le segment distal, mais encore y est incomplète. C'est, par exemple, le cas d'un Triton dont l'humérus et le scapulum ont été extraits et qui a été amputé dans le bras (A III, série 3). La régénération du squelette n'a porté que sur le zeugopode, mais seul le radius est complet, le cubitus n'étant représenté que par une portion réduite (fig. XXIII). Voir aussi, à ce sujet, les cas rapportés dans les séries B IV (fig. XIII, 1 et 3) et C II (fig. XVII, 7).

Il résulte de l'analyse des faits mettant en évidence la relation entre la masse du blastème formateur et le nombre des pièces squelettiques régénérées que chaque segment forme typiquement une masse déterminée de tissu formateur, qui est pour l'épaule plus grande que pour le bras, pour le bras plus grande que pour l'avant-bras, pour ce dernier plus grande que pour la main. A la vérité, pour un même segment servant de point de départ à la régénération, cette masse n'est pas absolument constante. Il serait évidemment séduisant d'imaginer que, dans un même segment, cette masse va en décroissant de l'extrémité proximale du segment

à son extrémité distale, si bien que l'on pourrait admettre que les variations de masse observées dépendent des niveaux plus ou moins proximaux du segment qui constitue, dans chaque cas, le niveau effectif de régénération. Toutefois, cette relation ne paraît pas ressortir directement des faits; l'emplacement des os dans le moignon correspond souvent, pour une même morphologie, à des niveaux apparents très différents. Il est vrai que l'état de rétraction et de désorganisation des parties molles ne permet presque jamais

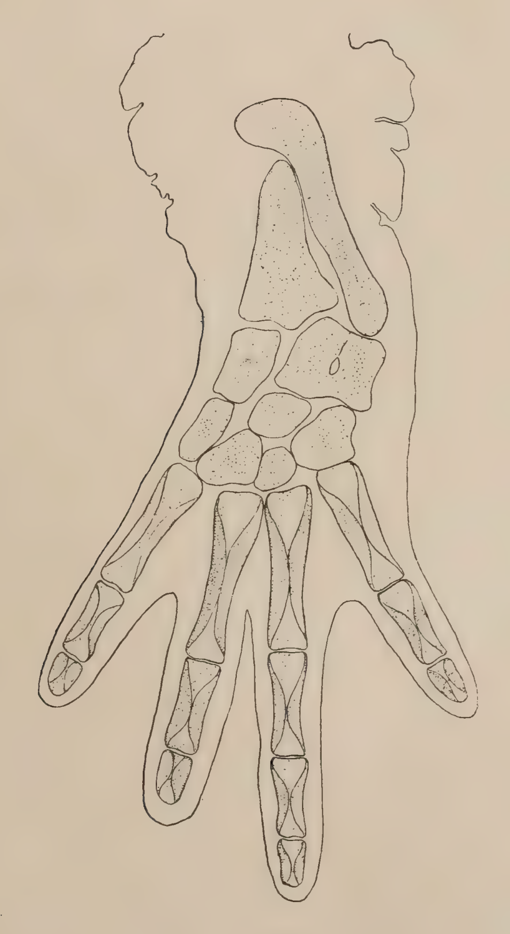


Fig. XXIII.

Reconstitution, d'après les coupes, du squelette régénéré après amputation dans le stylopode désossé, montrant une régénération déficitaire du radius.

de préciser exactement la situation relative de ces niveaux de régénération.

Quoi qu'il en soit, je ne pense pas que les faits soient de nature à établir l'existence, dans les divers segments morphologiques du membre, de localisations précises de potentialités très strictement définies. Les limites morphologiques ne seraient d'ailleurs pas nécessairement les mêmes que celles des territoires à potentialités régénératives différentes. Il paraît plus simple de se représenter qu'il existe, le long du membre, de sa portion basilaire à son extrémité distale, un gradient dans l'activité métabolique et dans l'intensité de la prolifération cellulaire aboutissant à la production du blastème squelettogène. Ces différences dans l'activité morphogénétique se traduisent par des variations dans la masse du blastème, qui s'expriment elles-mêmes par le nombre et l'étendue des parties squelettiques régénérées.

Cette dernière relation est un nouvel exemple de la loi (E. Guyénot et O. Schotté, 1924) du rapport entre la masse du régénérat et la morphologie de la partie régénérée. Il est, en effet, très curieux qu'un blastème plus gros ou plus petit que normalement n'aboutisse pas, par un système de compensation, lors de la différenciation, à la production des mêmes ébauches squelettiques, mais géantes, ou miniature. Il semble que chaque partie squelettique ne puisse se former qu'aux dépens d'une masse déterminée de tissu formateur. Si ce dernier est en excès, il persiste sous forme d'un reliquat, mais n'est pas assimilé par le système en formation; si le blastème est insuffisant, il se forme ce qui peut être réalisé des parties en formation, le reste manquant ou n'étant représenté que par une portion fragmentaire.

IIIme PARTIE

Greffes d'os et greffes de territoires.

Chapitre VII.

GREFFES D'OS EN SITUATION HÉTÉROTOPIQUE

Cette série d'expériences compte parmi celles que j'ai entreprises dès le début de mes recherches, alors que je ne savais pas encore dans quelle mesure l'os intervenait dans l'établissement des potentialités régénératives du membre. Dans l'hypothèse, alors généralement admise, où le squelette nouveau dériverait de l'ancien, il était logique de penser que la nature de l'os présent dans la surface de section pourrait intervenir, non seulement en tant que producteur du nouveau matériel squelettogène, mais encore en lui imprimant une certaine direction au cours de sa différenciation. Les expériences de P. de Giorgi et E. Guyénot (1923) ont, en effet, montré que le régénérat ne possède pas de potentialités évolutives propres ou du moins ne les extériorise pas, tant qu'il est séparé de sa base constituée par les anciens tissus. Comme le blastème squelettogène apparaît et se différencie d'une façon très précoce, semblant conditionner, dans une large mesure, la différenciation des parties molles du régénérat, il était intéressant de préciser la nature de la relation existant entre l'ancien squelette de la base et le squelette nouveau régénéré.

Pour cette étude, la méthode des greffes croisées d'os paraissait tout indiquée. En greffant, par exemple, un fémur à la place d'un humérus et réciproquement, pourrait-on modifier l'évolution du régénérat, de telle manière qu'une patte antérieure produisît une patte postérieure et vice-versa ?

En réalité, les idées directrices qui m'avaient conduite à effectuer ces transplantations de pièces squelettiques, perdent aujourd'hui presque tout leur intérêt, puisque d'autres expériences, relatées dans les chapitres précédents, ont montré que le nouveau

squelette ne dérive pas de l'ancien et se différencie indépendamment de lui. Que le fémur soit remplacé par un humérus, ou par les os radius ou cubitus, ou par une côte, les potentialités régénératives propres à la cuisse ne sont nullement modifiées. Ces résultats sont conformes à ceux que P. Weiss (1922) avait d'ailleurs obtenus, de son côté, par la même méthode.

Ces expériences me paraissent cependant dignes d'être relatées, parce que leurs résultats se rattachent à une autre face du problème, celle de l'action mécanique exercée par un os, présent dans la surface d'amputation, sur la différenciation du blastème squelettogène. J'ai constaté, à ce point de vue, un certain nombre de faits qui ne reçoivent pas tous une explication satisfaisante, mais qui sont de nature à permettre de préciser ce qui se passe dans la régénération normale, en présence du squelette ancien.

Dans le cas des greffes d'os, comme d'ailleurs dans la régénération normale, il y aura, dans le complétement de l'os sectionné, à distinguer deux processus. D'une part, les phénomènes de prolifération et de cicatrisation de l'os lui-même, qui apparaîtront particulièrement nets dans les cas où seule l'extrémité proximale d'un os a été réséquée (série XII). D'autre part, le fait que, pour une bonne part, l'os est complété par assimilation d'une partie du blastème squelettogène, c'est-à-dire par une véritable régénération.

Série I. Greffe de fémur a la place de l'humérus.

Cette série comprend 8 animaux ayant subi, en janvier 1923, la greffe d'un fémur dans le bras gauche désossé et amputés à travers la greffe, un mois après l'opération. Ils ont été radiographiés une première fois en décembre 1923 et une deuxième fois en juin 1924.

Dans tous les cas, la patte antérieure droite témoin, amputée dans le stylopode, a régénéré normalement.

Triton N° 1 (Pl. 6, fig. 31). — Le fémur greffé a été conservé presque totalement. Il a été greffé de profil et ne s'articule pas à l'omoplate. L'extrémité distale, amputée en biseau, est coiffée d'une calotte de tissu squelettique jeune, reconstituant un os entier qui est aussi long que l'humérus du côté témoin. Pour le reste, la régénération a donné un avant-bras à radius et cubitus normaux, et une main à quatre doigts dont les phalanges et les métacarpiens sont très

nets sur la deuxième radiographie, alors que le carpe n'est pas encore suffisamment ossifié pour être visible.

Triton N° 2 (Pl. 6, fig. 32). — Le fémur greffé, dont un tiers seulement a été conservé, a été amputé en biseau, de façon à constituer un triangle rectangle dont l'hypothénuse sert de base à la partie reconstituée de l'os. Il en résulte un os excessivement large, mais plus court que le témoin. L'animal a régénéré un avant-bras et une main qui présente 5 doigts; ceci s'expliquerait peut-être par le fait que tout le bras gauche est beaucoup plus épais que le bras droit témoin.

Tritons Nos 3 et 4. — La moitié conservée du fémur greffé est très distincte; il y a eu néoformation d'une partie distale, le tout donnant un os plus ou moins tordu, plus court que le témoin, équivalant à un humérus. L'avant-bras et la main régénérés sont normaux, le radius et le cubitus très nets.

Triton N° 5 (Pl. 6, fig. 33 et 34). — La régénération et le remaniement à partir de la greffe ont donné un os composite, tout à fait extraordinaire, à trois extrémités, dont la première, s'articulant à l'omoplate, est formée par la greffe elle-même (ceci est bien visible sur la fig. 33), dont la seconde correspond à l'articulation du coude, constituée par la partie proximale du squelette régénéré, alors que la troisième forme une apophyse transversale. L'avant-bras régénéré contient un radius et un cubitus, la main est normale et présente quatre doigts.

Triton N° 6 (Pl. 6, fig. 35). — Toute la partie médiane de la greffe a été conservée. La comparaison des deux radiographies, faites à six mois d'intervalle, montre qu'il y a eu une légère réparation de l'extrémité proximale, alors que l'extrémité distale a été très bien complétée. L'os ne s'articule pas avec l'omoplate, mais semble plus ou moins soudé au cubitus. Le radius, plus court, est libre. La main présente quatre doigts.

Triton N° 7 (Pl. 6, fig. 36). — Le fémur greffé, disposé de profil, a été entièrement conservé. Il ne présente pas de partie régénérée. Ayant été mal orienté, il n'a pu s'articuler à l'omoplate, mais s'y est pratiquement soudé, car la patte est raide, immobile, dirigée en arrière. La présence de la grosse extrémité distale du fémur, disposée latéralement, fait que la régénération a été troublée: il n'existe qu'un petit radius (pas de cubitus), et la main ne possède que trois doigts. Il semble que l'os greffé a tenu la place d'un cubitus.

et que la régénération a été, de ce fait, partielle (faits de même genre dans la série C III).

Triton N° 8 (Pl. 6, fig. 37). — Les trois quarts environ du fémur greffé (toujours de profil) ont été conservés. La régénération a reconstitué le quart manquant, mais l'os stylopodique est légèrement plus court que l'humérus témoin. Le zeugopode et l'autopode régénérés sont normaux.

Série II. Greffe d'humérus a la place du fémur.

Cette série comprend 8 animaux ayant subi une greffe d'humérus dans la cuisse gauche privée de son fémur. Ils ont été opérés en janvier 1923 et amputés un mois après à travers la greffe. Ils ont été radiographiés à deux reprises, en décembre 1923 et en juin 1924.

La patte postérieure droite, amputée dans le stylopode, a servi de témoin; elle a toujours régénéré normalement.

Triton N° 1 (Pl. 6, fig. 38). — Il n'y a guère qu'un quart de l'humérus greffé qui ait été conservé par l'amputation. Il s'articule au bassin et forme la tête d'un pseudo-fémur, qui est bien complété, tout en restant plus court cependant que le fémur du côté témoin. L'animal a régénéré une jambe à tibia et péroné très nets, et un pied à cinq doigts dont le tarse n'est pas encore visible.

Triton N° 2 (Pl. 6, fig. 39). — La radiographie montre une formation curieuse: un os extraordinairement épaissi, occupant presque tout le diamètre de la cuisse très élargie, et qui paraît posséder une double origine dans sa partie proximale. La partie antérieure semble provenir d'une prolifération d'un très petit reliquat de l'os greffé, la partie postérieure, d'une prolifération du bassin blessé; ces deux centres de régénération, en se rencontrant, ont pu donner naissance à cet os extraordinaire. On pourrait aussi penser que l'ébauche squelettique nouvelle aurait trouvé deux points d'appui, l'un sur le fragment d'os greffé, l'autre sur le bassin, ce qui expliquerait également cet élargissement.

Cet animal a du reste présenté une anomalie comparable de la patte antérieure (voir série I, N° 2). Pour le reste, la jambe et le pied ont été régénérés normalement.

Triton N° 3. — Le fragment d'humérus greffé est très petit et a dû être très activement phagocyté. Ce fragment constitue le sommet d'un os régénéré de bonne taille, seulement très légère-

ment plus court que le fémur de la patte témoin (qui n'a pas été amputée), bien qu'un peu plus épais. Il ne s'articule pas au bassin. Le tibia et le péroné du zeugopode régénéré sont nets et le pied normal.

Tritons N°s 4 et 5 (Pl. 6, fig. 40). — La moitié de l'humérus greffé a été conservée et a été complétée par néoformation de la partie manquante. Cet os est quelque peu plus gros et plus court que le fémur complété témoin. Le zeugopode régénéré contient un tibia et un péroné. Dans un cas, l'autopode ne présente que quatre doigts.

Triton N° 6. — Les deux tiers de l'humérus greffé ont été conservés et se distinguent nettement du tiers néoformé. Cet os paraît s'être mal mis en relation avec le bassin, de sorte que la patte n'est pas bien articulée. Pour le reste, la régénération est normale, bien que le pied ne possède que quatre doigts.

Triton N° 7 (Pl. 6, fig. 41). — La moitié d'humérus greffée a été complétée. L'os qui en résulte est plus court que le fémur témoin, et semble légèrement enfoncé sous le bassin. Le tibia, fort petit, est soudé au péroné; le pied a cinq doigts.

Triton N° 8. — Il semble n'être resté de l'humérus greffé qu'une esquille longitudinale qui se trouve englobée dans le tissu osseux néoformé qui l'entoure en avant et des deux côtés. Le tout constitue un os épais, plus court que le fémur témoin. L'animal a régénéré une jambe à tibia et péroné bien constitués, et un pied normal à cinq doigts.

Résumé des séries I et II.

Les faits montrent que l'os greffé (humérus à la place du fémur ou fémur à la place de l'humérus), ayant été sectionné lors de l'amputation, se comporte comme l'os normal en place. Par suite de sa propre prolifération et surtout par le fait qu'une partie du blastème squelettogène est venue se souder à la surface de section osseuse, il y a réparation plus ou moins complète de l'os sectionné. Celui-ci reste toutefois toujours inférieur en longueur à celle de la partie régénérée du côté témoin. Il y a là un fait absolument général, dont il est difficile de préciser la cause. Les autres segments régénérés, zeugopode et autopode, sont semblables aux mêmes parties du côté témoin.

La morphologie externe du régénérat n'a, comme on pouvait s'y

attendre, pas été modifiée. Il ne faut, en effet, pas attacher trop d'importance aux rares cas dans lesquels la main a présenté cinq doigts au lieu de quatre, ou le pied quatre doigts au lieu de cinq. On sait que déjà dans la régénération normale de telles anomalies se rencontrent. D'ailleurs, l'unique animal qui a présenté une main à cinq doigts avait régénéré un os stylopodique très court, mais très large, ce qui paraît en relation avec le fait que l'os greffé, orienté obliquement, avait été coupé en biseau et présentait ainsi une base plus large pour l'assise du blastème squelettogène. Tout le reste du bras était plus large que normalement. Dans un autre cas, où la régénération avait eu un point de départ situé en arrière de la surface de section et s'était développée parallèlement à l'extrémité distale de l'os greffé, il n'y a eu régénération que d'un seul os zeugopodique, l'extrémité de l'os greffé tenant la place du deuxième os de ce segment. En relation avec ce fait, la main n'était formée que de trois doigts.

Ces faits montrent l'existence de relations entre la dimension et l'emplacement de la surface osseuse d'une part et la différenciation du régénérat, mais il est malaisé d'en préciser la nature exacte.

Série III. Greffe du tibia et du péroné a la place du fémur.

Cette série comprend neuf animaux opérés en février 1923, amputés dans la greffe le 1er mai 1923. Ils ont été radiographiés deux fois, en décembre 1923 et en juin 1924.

Triton N° 1 (Pl. 6, fig. 42). — Le tibia et le péroné greffés se sont soudés (on voit encore très bien la ligne de soudure) en formant une sorte d'os court, n'ayant subi qu'un faible complétement, et en avant duquel ont été régénérés les os de la jambe et du pied. Le tibia régénéré est complètement soudé à l'os mixte stylopodique, le péroné régénéré est en partie soudé au nouveau tibia. Il y a eu néoformation d'un pied à cinq doigts. Le tibia et le péroné greffés sont restés de la taille d'os zeugopodiques normaux; la régénération ne les a allongés en aucune façon, de sorte que, bien que jouant le rôle d'un fémur, ils n'en ont pas du tout l'aspect.

Triton N° 2 (Pl. 6, fig. 43). — L'animal a perdu les greffes de tibia et de péroné. Il a cependant régénéré un pied à cinq doigts. Sur la première radiographie, aucun os n'est apparent, ni dans le moignon, ni dans le régénérat. La deuxième radiographie nous révèle de

grands changements: il y a eu apparition de trois os dans le moignon. 1° Il s'est formé, tout en haut du moignon, un os de forme presque carrée, qui joue le rôle de fémur; il est en connexions étroites avec le bassin, et proviendrait peut-être d'une prolifération osseuse à partir d'une lésion de ce dernier. Il se pourrait, d'autre part, que de petits fragments aient subsisté et soient responsables de cet os de forme étrange. 2° et 3° Indépendemment de ce fémur, un peu plus bas, à sa droite et à sa gauche, se sont formés deux petits os qui pourraient correspondre à un tibia et à un péroné. Ce qui est essentiel, c'est que ces deux os se trouvent totalement contenus dans le moignon et non pas dans le régénérat. Il est possible que ces phénomènes soient la conséquence d'une perturbation apportée au développement normal du blastème par des reliquats de la greffe formant un obstacle mécanique. L'animal a encore régénéré un pied à cinq doigts.

Triton N° 3. — L'animal, ayant perdu sa greffe, a régénéré une patte dépourvue de fémur. C'est un cas de régénération à partir d'un stylopode sans os (voir séries A).

Triton N° 4. — Le tibia et le péroné greffés se sont complètement soudés, mais il semble que la ligne de soudure ne se trouve pas absolument dans l'axe de la patte, et que les deux os sont placés un peu transversalement. Il y a eu une légère réparation en deux points de cet os double, ce qui se traduit par une ombre plus claire sur la radiographie. Cet animal se présente comme un cas tout à fait exceptionnel en ce qu'il n'y a pas eu régénération du zeugopode. Il n'y a pas trace de tibia ou de péroné. Le tarse, qui commence à s'ossifier, est placé immédiatement au-dessous du stylopode. L'autopode est élargi en palette et présente 7 doigts.

Triton N° 5 (Pl. 6, fig. 44). — Sur la première radiographie, on voit que les os zeugopodiques greffés se sont soudés. Il y a eu formation d'un nouveau tibia et d'un nouveau péroné dans le zeugopode régénéré. Sur la deuxième radiographie, on distingue nettement la partie complétée de l'os provenant de la fusion du tibia et du péroné greffés; cette partie est double, tordue, la partie réparée du péroné suit la torsion de celle du tibia en lui restant intimement accolée; la ligne de soudure est cependant tout à fait nette. Les os greffés et leur partie réparée sont restés indépendants du tibia et du péroné régénérés qui ne présentent rien d'anormal. L'autopode a cinq doigts.

Triton N° 6 (Pl. 6, fig. 46). — Le tibia et le péroné sont très nets. Tous deux ont été complétés de façon à former des os arrondis, boursouflés. En outre, le péroné s'est mis en connexion avec le bassin et se trouve, pour cette raison, placé légèrement plus haut que le tibia. Les deux os ne se sont pas fusionnés. Les os zeugopodiques régénérés sont parfaitement distincts et bien séparés des os greffés. On remarque cependant que, contrairement à ce qui se passe d'habitude, le péroné se trouve placé un peu plus haut que le tibia. Ceci serait peut-être en relation avec la même différence de position des os greffés. La patte droite, amputée dans la cuisse et servant de témoin, a régénéré normalement.

Triton N° 7 (Pl. 6, fig. 47). — Les os zeugopodiques greffés se sont soudés en un os unique, dont la nature double est apparente seulement à son extrémité proximale qui forme une sorte de tête articulaire, qui s'est mise en relation avec le bassin. La partie distale, par contre, est simple et formée par de l'os régénéré, ce qui est très facilement reconnaissable à son aspect plus clair. Le tout est cependant resté de dimensions exiguës, l'os entier étant à peu près de la même longueur que le tibia et le péroné du zeugopode régénéré. Le pied ne présente rien d'intéressant à signaler. Du côté témoin droit, il y a eu régénération normale après amputation dans la cuisse.

Triton N° 8 (Pl. 6, fig. 48). — Il est difficile de distinguer la partie greffée du bassin. Le tibia greffé est net, mais le péroné est douteux; le tout paraît plus ou moins fusionné. Le tibia régénéré est soudé au tibia greffé. La soudure du péroné nouveau au péroné ancien semble également réalisée, mais l'ossification est moins avancée. La patte droite, amputée dans la cuisse, a régénéré normalement et sert de témoin.

Triton N° 9 (Pl. 6, fig. 49). — Les os greffés sont très nets; ils sont restés indépendants et le péroné s'est mis secondairement en rapport avec le bassin. Il s'est produit un complétement très faible du tibia. Le péroné, également, a été un peu réparé, et cette partie régénérée est nettement soudée au tibia et au péroné néoformés. On voit le bord noir, mieux ossifié, de la partie complétée du péroné se prolonger par le bord du péroné régénéré d'un côté, du tibia régénéré de l'autre. L'extrémité supérieure du tibia se trouve presque au contact de l'os greffé qui lui fait vis-à-vis, et lui est

peut-être rattachée par un mince cartilage invisible sur la radiographie. La patte droite, qui avait été amputée dans la cuisse pour servir de témoin, a normalement régénéré.

Série IV. Greffe du radius et du cubitus a la place du fémur.

Cette série comprend 5 animaux, opérés en février 1923 et amputés le 1er mai 1923. Ils ont été radiographiés à deux reprises, en décembre 1923 et en juin 1924.

Triton N° 1 (Pl. 6, fig. 50). — Le radius et le cubitus greffés sont nets, partiellement soudés entre eux. Le cubitus s'est mis en connexion avec le bassin. Les os zeugopodiques régénérés sont parfaitement distincts des os greffés (qui ont tous deux subi un léger complétement), mais ils sont également soudés entre eux. Le pied présente 6 doigts.

Triton N° 2 (Pl., fig. 51). — Les os zeugopodiques greffés se sont soudés, constituant un os court, unique, par un remaniement presque complet. La double origine de cet os est bien visible dans sa partie proximale. Le zeugopode régénéré contient un tibia et un péroné normaux et indépendants. Le pied est normal.

Triton N° 3. — Le radius et le cubitus greffés ont disparu ou ont été si profondément remaniés qu'on ne peut plus les reconnaître. Cependant l'os formé, qui paraît correspondre à un fémur, n'en a guère l'allure et ressemble plutôt, par sa forme trapue, au radius et au cubitus soudés du N° 2, par exemple, le remaniement ayant été poussé plus loin. Les os zeugopodiques sont normaux.

Triton N° 4. — Dans le moignon se trouve un petit os unique, d'aspect très clair, mais dont l'extrémité proximale arrondie, indépendante du bassin, semble pourtant indiquer un remaniement d'un des deux os greffés (le radius et le cubitus sont moins massifs que le tibia et le péroné et peut-être d'un remaniement plus facile). Le zeugopode et l'autopode régénérés sont normaux.

Triton N° 5. — Sur la première radiographie on voit nettement un os greffé qui s'est mis en rapport avec le bassin et qui est en train de subir des remaniements. Sur la deuxième radiographie ces remaniements sont terminés et l'on pourrait se croire en présence d'un petit fémur régénéré. Notons cependant que cet os est exactement de la même longueur et seulement très légèrement plus épais

que le radius normal en place du même animal (il est plus mince sur la première radiographie). Le zeugopode et l'autopode régénérés sont normaux.

Série V. Greffe des os de la région du genou a la place du fémur.

Trois animaux subissent, le 28 janvier 1923, la greffe de la moitié distale du fémur droit rattachée par son articulation du genou aux moitiés proximales du tibia et du péroné, à la place du fémur gauche. Le tout a été greffé d'une pièce, avec la capsule articulaire, qui n'a pas été touchée.

Triton N° 1 (Pl. 6, fig. 52). — Les deux os greffés sont très nets, mais ont été remaniés. On a ainsi un fémur, un tibia et un péroné tout aussi bien constitués que dans maints autres cas de régénération, mais (ceci est intéressant pour les question de potentialité de la base) leur ensemble n'a que la valeur d'un squelette stylopodique et l'animal a régénéré un zeugopode contenant un tibia et un péroné très nets, ainsi qu'un pied à cinq doigts. Le péroné néoformé est soudé secondairement au péroné greffé.

Triton N° 2 (Pl. 6, fig. 53). — Les trois os greffés sont très distincts. Il y a eu régénération d'un tibia et d'un péroné qui sont plus ou moins soudés ou rattachés aux tibia et péroné greffés.

Triton N° 3. — Seul le fragment de fémur greffé a été conservé. Il a été complété et l'animal a régénéré un zeugopode et un autopode normaux.

Résumé des séries III, IV et V.

Lorsque le fémur a été remplacé par les os du segment zeugopodique (tibia, péroné, ou radius-cubitus) et que l'amputation dans la cuisse a été faite de manière à décapiter légèrement les os transplantés, on constate que, contrairement aux cas des séries précédentes, il n'y a qu'une régénération insignifiante de la portion stylopodique du squelette. Les os greffés subissent bien un très léger complétement, mais ne dépassent guère les dimensions qu'ils ont normalement lorsqu'ils sont en place. Il en résulte que la cuisse est toujours beaucoup plus courte que du côté témoin.

Il semble que la présence d'une double surface osseuse, au niveau du segment amputé, soit de nature à induire une différenciation

plus directe du blastème en tibia et en péroné. Ce fait explique peut-être qu'assez fréquemment les os zeugopodiques nouveaux soient soudés en partie ou totalement aux anciens os zeugopodiques greffés dans le stylopode. Il semble même que, dans un cas, les os greffés aient joué le rôle d'os zeugopodiques, si bien que le zeugopode n'a pas été du tout régénéré.

Par ailleurs, les os greffés subissent fréquemment des phénomènes secondaires de soudure et de remaniement.

Dans les cas où le fémur a été remplacé par le squelette du genou (extrémité distale du fémur et partie proximale des os tibia et péroné), les os greffés ne subissent aussi qu'un complétement insignifiant et même se soudent purement et simplement aux os zeugopodiques néoformés.

Série VI. Greffe de fémur a la place du tibia et du péroné.

Cette série comprend 5 animaux opérés en février 1923 et amputés dans la greffe le 1er mai 1923. Ils ont été radiographiés en décembre 1923, puis en juin 1924. La greffe se trouve toujours du côté droit.

Triton No 1 (Pl. 6, fig. 42, à droite). — Le fémur a été greffé trop haut. Sur un certain parcours, il est parallèle au fémur normal auquel il s'est soudé, et ne le dépasse que de fort peu. Cette extrémité inférieure est entourée d'une matière osseuse diffuse régénérée qui la réunit au tibia et au péroné formés plus bas. Le pied est normal et possède 5 doigts. Il résulte de cette disposition un allongement du segment stylopodique, puisque le fémur en place et le morceau de fémur greffé ne forment pratiquement qu'un os, plus long que ne l'était le fémur primitif.

Triton No 2 (Pl. 6, fig. 43). — En comparant les deux radiographies, on est amené aux constatations suivantes: le fragment de fémur greffé, très net sur la première radiographie, apparaît soudé au fémur normal sur la seconde. Il y a eu une certaine réparation régénérative de cet os qui s'est produite dans la direction de l'axe de la patte; le fragment de fémur lui-même est placé en travers de la patte. Un peu plus bas, on voit le tibia et le péroné du zeugopode régénéré. Il y a six métatarsiens. Ici encore, comme dans le cas envisagé plus haut (No 1), il y a eu allongement du stylopode, dont l'os d'origine triple (os ancien, os greffé, os régénéré), n'est cependant pas soudé au tibia et au péroné.

Triton N° 3 (Pl. 6, fig. 54). — Un fragment du fémur greffé a été conservé. L'animal a en outre régénéré un zeugopode contenant des os normaux et un pied à cinq doigts. Comme il ne s'est pas produit ici de soudure entre le fémur et la greffe, il en résulte que l'animal possède un segment supplémentaire. Toutefoisl a partie régénérée du fragment de fémur greffé paraît soudée aux extrémités proximales du tibia et du péroné, qui n'en ont pas moins la longueur normale.

Triton N° 4 (Pl. 6, fig. 44). — Le fémur est normal. Un fragment du fémur greffé a subsisté sous forme d'une partie d'os plus sombre visible sur les deux radiographies. Ce fémur a été remanié de façon à constituer un pseudo-péroné. En comparant les deux radiographies, on voit nettement les progrès de ce remaniement; sur la première, l'os est informe; sur la deuxième, il a pris l'aspect d'un péroné assez normal. Il s'est en outre formé un tibia, plus ou moins soudé au péroné en question. A droite comme à gauche (série III, N° 4), l'animal a régénéré 7 doigts.

Triton N° 5 (Pl. 6, fig. 45). — Le morceau de fémur greffé est placé en travers, à peu près perpendiculairement au fémur normal, au-dessous de lui, et ne le touchant pas. Le fémur en place a subi un certain épaississement, probablement à la suite d'une petite lésion. Le fémur greffé a été complété par régénération d'une façon curieuse. Son extrémité régénérée va en se bifurquant: l'une des bifurcations représente le tibia, l'autre le péroné. Il s'agit bien ici d'un seul os de signification triple; l'ébauche qui devait donner naissance au tibia et au péroné s'est évidemment soudée au fragment de fémur régénéré, suivant l'orientation spéciale de ce fragment, si bien que toute la patte se trouve orientée d'une façon anormale.

Série VII. Greffe d'un morceau de fémur a la place du radius et du cubitus.

Deux animaux subissent cette opération en février 1923. Ils ont été amputés le 1er mai et radiographiés à deux reprises, en décembre 1923 et en juin 1924.

Triton N° 1 (Pl. 6, fig. 55). — L'humérus est normal. Le fémur greffé a été remanié et considérablement épaissi; il a presque l'allure de deux os soudés et occupe, dans l'avant-bras, l'espace nécessaire à deux os. Plus bas, et indépendamment de la greffe, il y a eu

régénération d'un radius et d'un cubitus. Le radius n'est encore qu'à peine indiqué, alors que le cubitus est déjà bien développé. Le bras possède donc ainsi un segment supplémentaire.

Triton N° 2 (Pl. 6, fig. 56). — Le fémur greffé est très net. Dans la première radiographie, il semble s'être soudé à l'humérus, mais ce n'est là qu'une apparence due à la position du bras et la deuxième radiographie montre nettement qu'il n'y a aucune connexion entre ces deux os. L'animal a régénéré un avant-bras contenant un radius et un cubitus parfaitement distincts du fémur greffé, de sorte que la patte présente un segment supplémentaire.

Résumé des séries VI et VII.

Dans ces expériences où les os du zeugopode (jambe ou bras) ont été remplacés par un morceau de fémur, on constate que l'amputation pratiquée dans le zeugopode a, sans exception, été suivie non pas seulement de la régénération d'un autopode, mais de celle de nouveaux os zeugopodiques. Le fémur greffé s'est tantôt soudé au fémur en place, tantôt est resté libre. Son extrémité sectionnée présente des phénomènes variables de complétement et se trouve souvent soudée par sa partie reconstituée aux nouveaux os du zeugopode.

Dans un cas, le fémur greffé occupait la place du péroné et il n'y a eu régénération que d'un tibia situé parallèlement à lui.

Série VIII. Greffe d'un fémur a la place de la région du genou.

Trois animaux ont subi, le 28 janvier 1923, une greffe du fémur gauche dans la région de la patte droite correspondant à la moitié distale du stylopode et à la moitié proximale du zeugopode (c'est l'opération inverse de celle effectuée dans la série V sur les mêmes animaux du reste).

Triton N° 1. — Le fémur gauche greffé s'est soudé à la moitié proximale conservée du fémur droit, donnant un os remanié, ayant proliféré, épaissi dans tous les sens et plus long qu'un fémur normal. L'animal a régénéré le squelette du zeugopode, bien qu'une partie de ce segment ait été conservée et soit occupée par le fémur. Le tibia et le péroné de ce zeugopode régénéré sont de la même taille

que ceux qui ont été reformés à gauche. L'extrémité du fémur greffé est soudée au péroné. La patte droite est ainsi beaucoup plus longue que la patte gauche.

Triton Nº 2. — Le fémur s'est soudé au fémur normal sous un angle presque droit, ce qui a empêché un allongement du premier segment. La régénération du zeugopode et de l'autopode s'est faite normalement.

Triton Nº 3. — Les deux fémurs se sont soudés bout à bout, donnant un os unique excessivement long. Le segment stylopodique se trouve ainsi rallongé de façon très appréciable. Pour le reste, la régénération a été normale.

En résumé, la soudure de la partie fémorale greffée au fémur normal entraîne un allongement de l'os stylopodique. Bien que, comme dans les deux séries précédentes, on ait eu une régénération à point de départ zeugopodique. les os du zeugopode ont toujours été régénérés. On voit ainsi comment la présence d'un squelette ancien, même anormal, modifie la différenciation du blastème et par suite les potentialités apparentes du segment.

Série IX. Greffe d'une côte a la place du fémur.

Cette série comprend 5 animaux, opérés le 23 mai 1923, amputés à travers la greffe deux mois après et radiographiés en décembre 1923. Ils ont tous régénéré la jambe et le pied.

Triton Nº 1. — La côte greffée est très nette, on ne voit pas de complétement de cet os. Quant au régénérat, il est si jeune que c'est à peine si on peut deviner les os du zeugopode.

Triton Nº 2 (Pl. 6, fig. 57). — La côte greffée a été complétée et a subi de ce fait un certain allongement, mais ne s'est guère épaissie. Le tibia et le péroné du zeugopode régénéré sont déjà indiqués; le pied a 4 doigts.

Triton Nº 3. — La côte greffée ressort nettement sur la radiographie. Les métatarsiens et les phalanges sont déjà bien ossifiés, mais aucun autre os n'est visible. Il est difficile de dire, vu le jeune âge du régénérat, s'il y a eu réellement suppression du segment zeugopodique, ce qui serait admissible d'après l'aspect général de la partie régénérée.

Triton Nº 4. — L'animal a régénéré un zeugopode à tibia et péroné commençant à se calcifier et un pied à 5 doigts. La côte

greffée est extrêmement nette: elle est placée légèrement de travers et ne montre aucun signe de complétement. Du reste, les os du zeugopode remontent en partie parallèlement à la côte, ce qui indique que la régénération s'est faite latéralement par rapport à la partie greffée.

Triton N° 5. — Cet animal n'a été amputé que le 15 septembre. Il a régénéré une patte à 5 doigts, mais aucun os n'est encore visible, sauf la côte greffée.

Série X. Greffe d'un fragment d'omoplate a la place du fémur.

4 animaux, opérés le 17 janvier 1923, amputés le 1er mai, ont été radiographiés en décembre 1923. Ils ont tous régénéré une patte normale.

Tritons Nos 1, 2 et 3 (Pl. 6, fig. 58). — Il y a eu régénération de la moitié distale du stylopode, du zeugopode (à tibia et péroné nouveaux) et de l'autopode. Cette moitié de stylopode contient un petit os nouveau, tout à fait comparable à la partie régénérée du fémur de la patte témoin. On ne peut distinguer la greffe dont la présence a certainement déterminé l'emplacement de ce fémur qui, contrairement à ce que l'on observe après simple extraction complète de l'os, ne pénètre pour ainsi dire pas dans le moignon et reste ainsi très éloigné du bassin. La greffe, probablement décalcifiée, est invisible et a peut-être même été résorbée.

Triton N° 4. — Cet animal a régénéré un zeugopode et un autopode normaux, alors que dans le moignon on peut distinguer une ombre qui représente peut-être ce qui reste de la greffe remaniée, ou encore une petite ébauche de fémur.

Résumé des séries IX et X.

Dans un cas, la greffe de côte placée obliquement n'a en rien modifié la différenciation du blastème qui a manifesté seulement les potentialités formatives du segment stylopodique: régénération du zeugopode et de l'autopode. Lorsque la côte est placée dans l'axe du membre, elle subit, par utilisation d'une partie du blastème, un léger accroissement. On constate le même phénomène lorsque la greffe est constituée par un fragment d'omoplate.

Série XI. Greffe d'un fragment de fémur retourné en place.

Cette série comprend 8 animaux opérés le 22 janvier 1923, amputés à travers la greffe le 1er mai. Ils ont été radiographiés en décembre 1923, puis à nouveau en juin 1924. L'intérêt de cette expérience résidait dans la question de la polarité de l'os.

Triton N° 1 (Pl. 6, fig. 59). — Le fémur greffé, assez épais, s'est placé transversalement par rapport à l'axe. Par suite de cette orientation, il n'a présenté aucun complétement, si bien qu'il ne ressemble en rien à un fémur normal, mais a l'air de s'être simplement épaissi irrégulièrement et peut être un peu allongé, mais sans tendre à reprendre sa place normale dans l'axe du stylopode. Le segment stylopodique a pratiquement été supprimé (la greffe se trouvant presque entièrement dans le corps même), et l'animal n'a directement régénéré qu'un zeugopode à tibia et péroné normalement placés, très rapprochés de l'extrémité distale de la greffe et lui enlevant par là toute chance d'accroissement. Le pied n'a que quatre doigts.

Tritons Nos 2 et 3 (Pl. 6, fig. 60). — Il y a eu production d'une ébauche de nouvelle formation qui a englobé le fragment de fémur greffé qui est fort petit et a dû subir une phagocytose intense. Ce qui en reste se trouve à l'intérieur de l'os reformé qui est articulé au bassin. Le zeugopode et l'autopode régénérés sont normaux.

Triton N° 4. — Le fragment de fémur greffé était enfoncé assez profondément pour se mettre en connexion avec le bassin. Il a été complété de manière à reformer un fémur d'aspect presque normal, et s'est épaissi en arrière. Le zeugopode néoformé contient un tibia et un péroné; l'autopode n'a que 4 doigts.

Tritons Nos 5 et 6 (Pl. 7, fig. 61). — Le morceau d'os greffé est englobé dans une ébauche de fémur qui le déborde de tous côtés. A part son manque de connexion avec le bassin, ce fémur nouveau est tout à fait semblable au fémur régénéré témoin. Le zeugopode régénéré contient un tibia et un péroné, le pied présente 5 doigts.

Triton N° 6 (Pl. 7, fig. 62). — Le fragment de fémur greffé sert de base à une ébauche distale, si bien que l'ensemble présente l'aspect d'un fémur régénéré normal, mais n'est pas articulé au bassin. Les deux segments distaux régénérés sont normaux.

Triton N° 8. — Cet animal a perdu la greffe de fémur qui lui avait été faite (cette perte avait été notée). Il a régénéré un zeugopode, contenant un tibia et un péroné, et un pied à cinq doigts. Le fémur n'a pas été régénéré, mais dans la deuxième radiographie les os zeugopodiques semblent avoir pénétré dans le moignon, de sorte qu'il y a eu suppression effective d'un segment (voir série A I).

En résumé, on constate dans la série XI des faits parallèles à ceux qui ont été indiqués dans les deux séries précédentes. Lorsque la greffe a été perdue ou lorsque l'os greffé est orienté obliquement par rapport à l'axe du membre, le stylopode amputé ne manifeste que ses potentialités régénératives propres: néoformation du squelette du zeugopode et de l'autopode.

Lorsqu'au contraire le fémur greffé en position renversée occupe l'axe du membre, la présence de l'os sectionné lors de l'amputation entraîne une modification de la formation et de la différenciation du blastème, si bien qu'une partie du matériel formateur sert à compléter l'os sectionné. Il est remarquable que, dans ce cas, l'os est complété par une régénération presqu'aussi développée que dans la régénération normale. Cette régénération est beaucoup plus complète que lorsque les parties squelettiques greffées sont constituées par les os du zeugopode, par une côte ou une omoplate. Elle est comparable à ce qui se passe dans les greffes croisées d'os stylopodiques (fémur à la place de l'humérus et vice-versa). Il y a là une sorte d'action spécifique des os stylopodiques qui est peut-être en rapport avec les dimensions et la forme de la surface osseuse sectionnée. Peut-être aussi faut-il faire intervenir les phénomènes de rétraction et de réorganisation des parties molles (par insertion de muscles sur l'os greffé) qui doivent varier suivant la longueur et le volume des parties squelettiques greffées. Il n'est pas impossible que ces remaniements des parties molles soient directement en rapport avec la masse du blastème squelettique formé, mais cette relation reste obscure.

Série XII. Extraction de la partie proximale du fémur.

Dans toutes les expériences sur la régénération de l'os lui-même, il est toujours difficile de faire la part de ce qui revient à une régénération véritable ou à une simple prolifération. Il paraissait inté-

ressant d'étudier ce que l'os lui-même est capable de former en l'absence de tout blastème régénérateur, et il semble que l'observation de la régénération centripète doit fournir de bonnes indications sur ce point. Dans une régénération centrifuge d'un membre même non amputé, il y aurait toujours, en effet, la possibilité d'une intervention d'un petit blastème.

Cette série comprend 7 animaux, opérés en novembre 1922, qui ne subirent pas d'amputation. Ils ont été radiographiés une première fois en décembre 1923 et une deuxième fois en juin 1924.

Tritons N°s 1, 2 (Pl. 7, fig. 63) et 3. — Une partie assez importante du fémur a été conservée et a donné lieu à une régénération centripète. On voit que l'extrémité sectionnée (proximale) est revêtue d'une calotte de tissu osseux proliféré qui descend tout autour de l'os sur une certaine longueur. On peut noter que l'épaisseur de cette calotte est environ la même en avant et sur les côtés où elle va en s'amincissant, et qu'il n'y a pas à proprement parler de régénération centripète tendant à reconstituer un fémur normal, mais simplement une cicatrisation par prolifération de l'os blessé. Après l'opération, la cuisse s'est fortement rétractée et l'extrémité supérieure du fémur sectionné s'est rapprochée du bassin jusqu'à le toucher. Aussi la patte est-elle d'aspect normal, mais raccourcie de la longueur d'un demi fémur environ. On peut noter encore que, dans les trois cas, si l'articulation coxale est quelque peu anormale, la mobilité de la patte est parfaite, ce qui ressort nettement des différences de position du membre dans les deux radiographies du même animal. Il n'y a donc pas eu soudure du fémur blessé au bassin.

Triton N° 4 (Pl. 7, fig. 64). — Le morceau de fémur est ici assez petit ($2^{mm},5$, 3^{mm} avec la calotte régénérative), représentant peut-être le tiers de la longueur d'un os normal. Il s'est fait une prolifération autour de l'extrémité blessée de l'os, l'entourant d'une calotte ovoïde. Il s'est produit une forte rétraction du segment stylopodique et le petit fémur s'est mis en relation avec le bassin. Sur la première radiographie, il ne touche pas encore tout à fait le bassin, mais est à son contact sur la deuxième, quoique sa taille n'ait absolument pas changé et que la position de la patte soit la même. Il s'en suit un notable raccourcissement du membre.

Tritons N°s 5, 6 et 7 (Pl. 7, fig. 65). — Une très petite partie seulement du fémur a été conservée (1^{mm}–$1^{mm},5$); il ne s'est produit

ni régénération centripète ni prolifération cicatricielle. La patte a subi un très grand raccourcissement. On peut très bien suivre cette rétraction progressive chez l'un des animaux en comparant les deux radiographies. Sur la première, l'os est encore assez éloigné du bassin, alors que, six mois plus tard, les connexions se sont établies et la cuisse (qui ne mesure plus que 2^{mm} au lieu de 7^{mm} dans la patte témoin) se trouve extrêmement raccourcie.

En résumé, cette série montre qu'il faut tenir compte des phénomènes propres de prolifération de l'os, qu'il est, dans la régénération, difficile de distinguer des processus de néoformation proprement dits. L'étendue de la prolifération de l'os est d'ailleurs assez variable.

Conclusions.

De l'ensemble des faits rapportés dans ce chapitre, on peut dégager les résultats généraux suivants:

1° La transplantation d'os en situation anormale ne modifie en rien la morphologie générale du régénérat. Que le fémur soit remplacé par un humérus, par l'ensemble des os radius et cubitus ou tibia et péroné, ou par une côte ou un fragment d'omoplate, la cuisse amputée donne toujours naissance, par régénération, à une patte postérieure. De même, la greffe de fémur à la place de l'humérus ne modifie en rien les potentialités régénératives du bras qui continue à produire, par régénération, un membre antérieur. Cette conclusion est en accord avec celle qui se dégageait de la première partie de ces recherches: le squelette de nouvelle formation, présent dans le régénérat, ne dérive pas de l'ancien; ce sont les parties molles du membre qui conditionnent la morphogénie du régénérat.

2° Un des faits les plus remarquables est le contraste que l'on observe, dans la régénération, entre les cas où la greffe se trouve avoir été éliminée ou placée en dehors de l'axe du membre et ceux où la greffe occupe réellement une situation axiale. Dans le premier cas, tout se passe comme si le squelette avait été purement et simplement extrait; le stylopode donne alors naissance uniquement aux os du zeugopode et de l'autopode, et nous trouvons là une confirmation remarquable de la loi formulée dans la deuxième partie de ce mémoire, concernant les potentialités des divers segments.

Lorsqu'au contraire une surface osseuse, même étrangère, se trouve intéressée par l'amputation, elle intervient, par une action de présence, en accaparant une partie du blastème formateur qui sert à compléter l'os sectionné. Nous retrouvons là la différence, sur laquelle j'ai insisté, qui sépare la régénération normale du même processus se produisant sur un membre dépourvu de squelette. On comprend ainsi que si, dans le cas normal, la régénération est plus complète que dans le cas où l'os est absent, cela tient à ce que l'os sectionné présent dans la surface d'amputation exerce une action d'ordre mécanique sur la formation et la différenciation du régénérat.

Cette action, la surface osseuse ne l'exerce qu'à la condition d'être assez rapprochée de la surface d'amputation. J'ai indiqué plus haut que, lorsque la greffe a basculé et se trouve en dehors de l'axe du membre, tout se passe comme s'il n'y avait pas d'os du tout. Cette relation se trouve confirmée par des expériences dont je n'ai pas encore parlé et dans lesquelles j'extrayais la partie distale du fémur et amputais la patte au niveau du genou. Dans deux cas il n'est resté qu'une petite extrémité proximale du fémur si bien que la surface osseuse se trouve très en arrière du niveau d'amputation. La régénération s'est alors produite comme s'il n'y avait pas d'os du tout ; elle a donné naissance seulement aux os du zeugopode et de l'autopode, manifestant une fois de plus les potentialités propres au segment stylopodique. Dans un autre cas (Pl. 7, fig. 75), la portion proximale de fémur était beaucoup plus grande ($^1/_4$ environ de l'os total), mais, par suite sans doute de la désinsertion des muscles antagonistes s'insérant sur la partie réséquée, l'os avait basculé et se présentait en position oblique, hors de l'axe du membre. Ici encore le stylopode n'a régénéré que les os du zeugopode et du pied.

Toutes les fois, au contraire, que l'os sectionné, que ce soit celui du segment ou un os étranger greffé, se trouve dans l'axe du membre et assez près du niveau d'amputation, il est plus ou moins complété grâce à une assimilation d'une partie du blastème squelettogène qui, au lieu de donner seulement le squelette des segments plus distaux par une différenciation effectuée en direction centrifuge, se trouve ainsi amené à reconstituer, au moins en partie, l'os du segment antécédent.

3° La comparaison des portions d'os stylopodique régénérées par ce mécanisme, suivant qu'il s'agit de l'os propre au segment

ou de divers os étrangers, fournit des résultats assez curieux qu'il est difficile d'expliquer. Si, en effet, dans une cuisse amputée, se trouve présent le fémur normal, celui-ci, dont la longueur atteint, en moyenne, 0,70 à 0,75 cm., se trouve complété assez exactement et l'ensemble de l'os ancien et de la partie reconstituée est également de 0,70 à 0,75 cm. Si le fémur a été remplacé par un humérus dont la longueur normale est égale ou légèrement supérieure à celle du fémur, l'os mixte reconstitué par régénération n'atteint en moyenne que 0,60 à 0,65 cm. Si enfin le fémur a été remplacé par les systèmes tibia péroné ou radius cubitus, la régénération de ces os est très faible et la longueur totale ne dépasse guère 0,35 cm. Il y a là une relation difficile à comprendre et qui doit correspondre à ce que, dans chaque cas, la masse du blastème formateur (pour un niveau sensiblement identique d'amputation) a été quelque peu différente. Si la nature, la dimension, la forme des surfaces osseuses peuvent intervenir dans la différenciation du blastème squelettogène — et nous avons vu que cette action mécanique est certaine — on comprend moins aisément que les mêmes particularités puissent influer sur la masse de ce blastème qui est engendré par les parties molles du segment. Il semble que l'on puisse envisager un essai d'explication basé sur les phénomènes de rétraction et de remaniements que subissent, suivant les cas, ces parties molles. Si, par exemple, on a laissé en place l'os (régénération normale), la plupart des muscles conservent, après amputation, leur situation réciproque et l'on aurait ainsi la condition favorable à la production de la plus grande masse possible de blastème squelettogène. Si, à la place d'un fémur, on a greffé un humérus ou un fémur en position retournée, les muscles désinsérés peuvent, dans l'intervalle entre l'opération et l'amputation consécutive, s'insérer à nouveau sur le squelette étranger et garder, à peu de chose près, leurs rapports primitifs. On aura alors une masse de blastème à peu près équivalente ou un peu inférieure à celle qui est produite normalement. Si enfin le fémur extrait a été remplacé par les os beaucoup plus courts du zeugopode, le remaniement des parties molles doit être beaucoup plus considérable et par suite la masse du blastème plus réduite. Ainsi s'expliquerait la régénération très faible de ces os occupant l'axe du stylopode. Ces considérations conduiraient ainsi à rattacher la masse du blastème squelettogène à l'architecture des parties

molles; c'est peut-être aux modifications variables de cette architecture, consécutives aux lésions occasionnées par la simple extraction de l'os, qu'il faut attribuer les résultats variables constatés dans la masse du blastème formé par un segment désossé et, par suite, dans l'étendue et le nombre des parties squelettiques régénérés.

4° C'est aussi un fait intéressant, au point de vue de la mécanique de la différenciation du blastème, que si l'os blessé se trouve en dehors de l'axe du membre, la régénération peut avoir un point de départ situé plus proximalement et la différenciation du blastème se fait alors tangentiellement à l'extrémité distale de l'os greffé. C'est ainsi que l'extrémité de l'os greffé a pu jouer le rôle d'un des os du zeugopode, si bien qu'il n'y a eu formation que de l'os zeugopodique complémentaire. Dans ce cas, l'autopode est lui-même incomplètement régénéré, comme cela aurait pu être produit par une hémisection du pied ou de la jambe.

5° L'action mécanique de la présence d'un os, agissant soit par sa surface osseuse, soit par le maintien des rapports des parties molles, ressort encore des résultats fournis par les greffes de fémur à la place du tibia et du péroné. Que l'os greffé soit soudé ou non au fémur en place, il y a allongement du segment stylopodique. L'amputation, faite à l'extrémité distale du zeugopode, devrait, s'il n'y avait pas d'os greffé, donner naissance à un simple autopode. Or, il y a, par cette extrémité de la jambe, régénération d'une nouvelle jambe à squelette complet, si bien que tout le membre se trouve réellement allongé.

Tous ces faits montrent que s'il n'intervient pas dans la genèse du blastème squelettogène, l'os de la partie basale exerce une action indiscutable sur la différenciation du régénérat. Ceci montre combien la méthode de l'extraction d'os est précieuse pour l'analyse des potentialités régénératives propres aux divers segments, abstraction faite des actions secondaires exercées par les surfaces osseuses avec lesquelles le blastème formateur contracte des rapports étroits.

Chapitre VIII

GREFFES DE TERRITOIRES

Les résultats exposés dans les chapitres précédents montrent qu'il faut indiscutablement rapporter aux parties molles de la base

d'un régénérat les potentialités qui se manifestent dans la morphogénèse de ce dernier. L'os n'intervient dans ce phénomène que d'une façon secondaire, propre d'ailleurs à masquer en partie, par une sorte de régulation mécanique, les potentialités réelles du segment.

J'ai cherché à vérifier ces idées directrices en effectuant non plus des greffes de pièces osseuses, mais des greffes de territoires, ce que j'ai réalisé par trois méthodes. Dans un cas, après extraction du fémur, j'ai greffé l'ensemble du territoire tarse, à l'exclusion de la peau. La greffe comprenait non seulement les osselets du tarse, mais les muscles, les ligaments, le tissu conjonctif, les nerfs et les vaisseaux. Dans une deuxième série d'essais, j'ai transplanté, sur le dos, des segments de bras, auxquels j'ai secondairement extirpé l'humérus. Il s'agit, dans ce cas, de régénération à partir de segments désossés, transplantés dans une région tout à fait étrangère au territoire général de la patte, recevant par conséquent une innervation tout à fait différente.

Dans une troisième série, j'ai transplanté, dans la cuisse, à la place du fémur, des segments de l'axe de la queue, comprenant outre la portion vertébrale et médullaire une partie importante des tissus mous adjacents.

I. Greffe du tarse entier a la place du fémur.

Cette série comprend huit animaux auxquels j'ai greffé, le 15 février 1923, le tarse, d'une seule pièce, à la place du fémur. Ils ont été amputés le 15 mai et radiographiés, d'abord en décembre 1923 puis en juin 1924.

Triton N° 1. — L'animal n'a pas régénéré de zeugopode, mais directement un pied à quatre doigts. Les os du tarse greffé sont très nets; il en est resté 5, après amputation dans la greffe. Dans la première radiographie (Pl. 7, fig. 66), le tarse régénéré n'est pas encore visible; sur la seconde, l'ossification est plus avancée, mais tous les os ne sont pas encore distincts. Cependant, rien qu'à considérer l'aspect du régénérat, il est évident qu'il y a eu régénération de plus d'os du tarse qu'il n'en faudrait pour simplement compléter le tarse greffé. Il y aurait plutôt tendance à reformer un tarse complet. Ceci est confirmé par l'examen histologique. Celui-ci prête peut-être matière à discussion par le fait que l'ampu-

tation de la patte, en vue de la fixation, a été faite à ras le corps, et que certains des os de la greffe se trouvaient plus haut, dans le corps même de l'animal. Mais ce qui ne fait aucun doute, c'est le nombre supérieur d'os à celui d'un tarse normal. D'après mon interprétation, qui semble correcte, le tarse régénéré est tout à fait complet quoiqu'un peu irrégulier (8 os) et la coupe contient encore trois os de la greffe.

En somme il est résulté un raccourcissement extrême de la patte qui se résume pratiquement à un pied.

Triton N° 2. — L'animal n'a pas régénéré de zeugopode mais seulement un autopode à quatre doigts. Les os du tarse ne sont pas visibles, mais l'autopode est tout à fait de même taille que l'autopode régénéré témoin, et paraît donc être complet. La greffe paraît avoir été fortement remaniée. On ne peut même plus y reconnaître d'os du tarse du tout. On y distingue principalement deux petits os, réunis par un pont, et qu'au premier abord on pourrait prendre pour un tibia et un péroné excessivement mal formés, mais la formation d'un tibia et d'un péroné soudés au bassin serait tout à fait incompréhensible. Il faut donc admettre un remaniement des os du tarse, facilité peut-être par le jeune âge de l'animal; il y a certainement eu prolifération, mais en tout cas il ne s'agit pas là d'une régénération d'os. En outre, quant au point essentiel (absence du zeugopode), l'animal se conforme tout à fait au type de la série.

Triton N° 3 (Pl. 7; fig. 67). — L'animal n'a pas régénéré de zeugopode mais un autopode à quatre doigts; 4 à 5 os du carpe greffé ont été conservés. Comme le moignon du stylopode est excessivement court (la greffe est presque totalement contenue dans le corps même), il n'y a pratiquement qu'un seul segment, l'autopode, soit un pied rattaché directement au corps.

Triton N° 4. — Il n'y a pas eu régénération d'un zeugopode, mais seulement d'un autopode à cinq doigts. Trois os de la greffe ont été conservés. Celle-ci est nettement dans le moignon (non dans le corps) et ne touchant donc pas au bassin comme chez les animaux Nos 1, 2 et 3.

Triton N° 5 (Pl. 7; fig. 69). — On voit nettement 5 os du tarse greffé qui sont en partie dans le corps, touchant au bassin, en partie dans le moignon stylopodique. Il n'y a pas de zeugopode. L'auto-

pode régénéré est rétréci. Il n'a que 4 doigts et se distingue nettement du moignon stylopodique, beaucoup plus large.

Triton N° 6. — Cet animal n'a été radiographié qu'une fois. Il n'a pas régénéré de zeugopode, alors que l'autopode est grand et bien formé. Quant à la greffe, les os sont très clairs, ce qui indique un remaniement.

Triton N° 7. — Cet animal a régénéré un zeugopode et un autopode normaux (Pl. 7, fig. 70). Ceci est en contradiction avec ce qui a été dit plus haut, mais s'explique aisément par le fait qu'un seul et unique os du tarse a été conservé après amputation. La greffe a été trop peu importante pour exercer une action quelconque et les tissus du moignon ont pu exercer leur influence en dépit d'elle et produire une régénération normale.

Triton N° 8 (Pl. 7, fig. 71). — L'animal a régénéré un zeugopode et un autopode. Ici l'explication est l'inverse de celle fournie pour le N° 7. La greffe du tarse tout entière se trouve contenue dans la cuisse, ce qui prouve que l'amputation a été pratiquée au-dessous de la greffe, de sorte que celle-ci a été isolée dans le moignon et n'a pu intervenir dans la régénération qui a été dirigée par les tissus de la base.

II. Greffe d'un territoire de la queue a la place du fémur.

Je possède les radiographies de 5 animaux ayant subi une greffe d'un fragment d'axe de la queue (1 vertèbre avec les parties molles) à la place du fémur et ayant été amputés dans la greffe. Un de ces animaux n'a pas régénéré; son moignon s'est simplement refermé. Les 4 autres Tritons ont tous régénéré une petite pointe courte, dépourvue d'axe, et assimilable à un essai de régénération de queue plus ou moins avorté. Sur le vivant, la ligne jaune était très nette. La greffe de vertèbre est bien visible dans le moignon (toujours orientée horizontalement, ce qui explique que la petite pointe soit aplatie dans le sens horizontal) (Pl. 7, fig. 72 à 74).

La potentialité propre de la greffe l'emporte donc sur la potentialité du manchon stylopodique entourant cette greffe. Le blastème régénératif était différent, par suite de la présence des tissus de la greffe, de ce qu'il aurait été sans elle; et ces cellules, en apparence indifférentes, ont subi une évolution déterminée par la nature des tissus servant de base.

III. Greffe de segment stylopodique désossé sur le dos.

En avril 1923, j'entrepris, sur des larves âgées de Tritons, une série de greffes de segment stylopodique désossé sur le dos. Deux de ces animaux purent être conservés et donnèrent des résultats intéressants.

1° — Une larve (fig. XXIV), qui avait subi la greffe de la patte

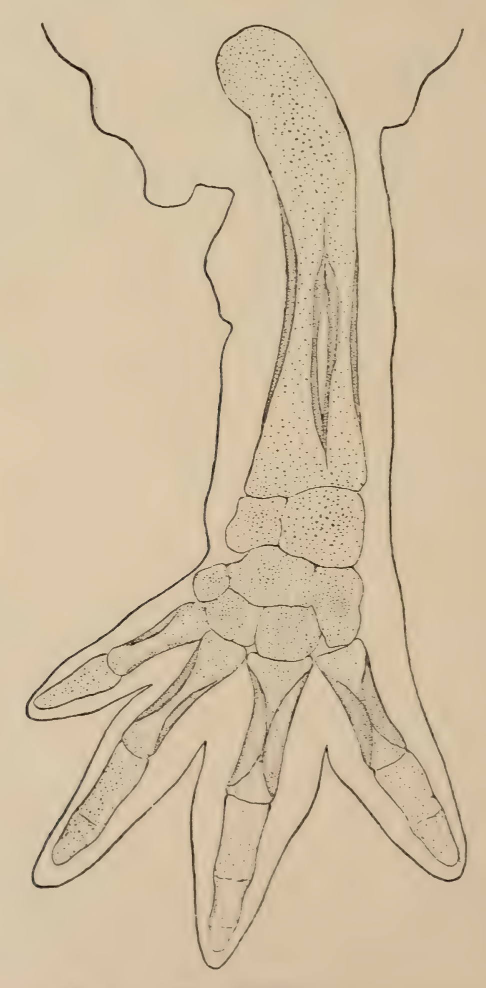


Fig. XXIV.

Reconstitution, d'après les coupes, du squelette régénéré à partir d'un stylopode désossé, greffé sur le dos.

antérieure sur le dos, a été amputée quelques jours après à l'extrémité distale du stylopode et l'humérus a été extrait. Il y eut régénération de l'avant-bras et de la main. Cette patte ne suivit pas l'accroissement subséquent de l'animal et resta de la taille qu'elle avait au moment d'être greffée. Elle a été fixée en octobre 1925. L'examen histologique montre qu'il y a eu régénération d'un radius et d'un cubitus dont les extrémités distales sont complètement soudées, formant un seul os assez gros. Il n'y a pas trace d'humérus; le moignon est très net. La main est normale.

2° — La deuxième larve (fig. XXV) ne subit l'amputation et l'extraction de l'humérus que deux mois après reprise de la greffe. Elle a également régénéré l'avant-bras et la main, ce membre restant fort petit. L'examen histologique montre, 18 mois après l'opération, la présence d'un radius et d'un cubitus régénéré, tout à fait cartilagineux. Il n'y a pas d'humérus. Le carpe est représenté

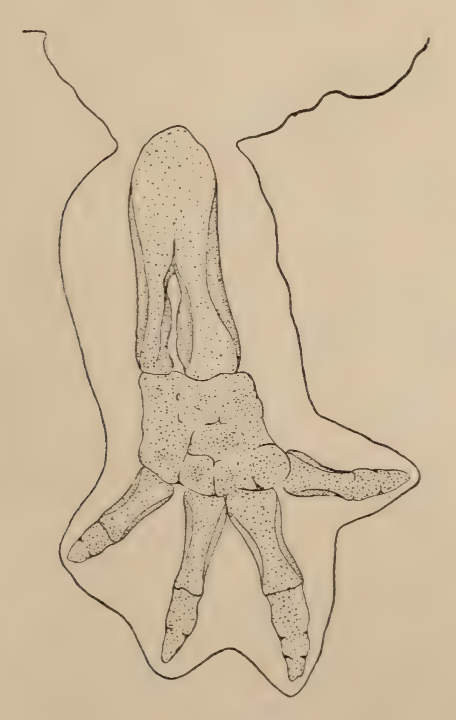


Fig. XXV.

Reconstitution, d'après les coupes, du squelette régénéré à partir d'un stylopode (bras) désossé, greffé sur le dos.

par une seule masse cartilagineuse où l'on distingue cependant les centres de différenciation en os distincts. Les métacarpiens et les phalanges sont cartilagineux, peu développés, la main ayant gardé un aspect de palette.

Ceci prouve encore une fois, et de façon particulièrement nette, que le squelette ancien n'est pour rien dans la régénération du squelette nouveau et que la présence d'une base formée de tissus mous, même tout à fait en dehors de sa situation et de ses connexions normales, est capable de régénérer un membre complet.

Conclusions.

L'ensemble des faits fournis par la greffe de territoires en situation anormale confirme, en ce qui concerne leurs potentialités régénératives propres, les résultats obtenus dans l'étude de la régénération à partir des divers segments dépourvus de squelette.

Un tarse greffé dans la cuisse détermine la régénération du pied seulement, une greffe de la portion axiale de la queue entraîne la régénération d'un organe caudal. La transplantation sur le dos, tout à fait en dehors de son territoire naturel, du stylopode désossé est suivie de la régénération de la main et de l'avant-bras. Transplanté ou en place, le stylopode manifeste les mêmes potentialités: reconstitution du squelette des segments plus distaux.

Le contraste entre ces résultats positifs et les observations négatives faites après greffe de pièces squelettiques isolées, montre d'une façon péremptoire que c'est dans les parties molles du segment amputé qu'il faut localiser les potentialités régénératives dont la différenciation du segment est l'expression morphologique.

CONCLUSIONS

I. — Des expériences effectuées sur 370 Tritons auxquels j'ai extirpé les os de divers segments des membres antérieurs et postérieurs, il résulte que la régénération se fait régulièrement avec constitution d'un squelette de nouvelle formation, en l'absence du squelette ancien. Ces résultats, que j'ai obtenus à partir du segment basilaire du stylopode, du zeugopode et de l'autopode, confirment et complètent ceux que Fritsch (1911) a observés, chez les larves de Salamandres et de Tritons, après extraction du scapulum et qui ont été revus plus récemment par P. Weiss (1922) chez le Triton, après extraction de l'humérus ou du scapulum et de l'humérus.

II. — Ces expériences ont porté, en ce qui concerne le membre antérieur, sur la régénération: *a*) à partir du segment basilaire, après extraction du scapulum; *b*) à partir du stylopode, après extraction de l'humérus, ou du scapulum et de l'humérus; *c*) à partir du zeugopode, après extraction du radius et du cubitus, ou des os radius, cubitus et humérus, ou après extraction en plus du scapulum; *d*) à partir de la portion basilaire de l'autopode, après extraction du carpe, ou du carpe, du radius et du cubitus, ou après extraction de tout le squelette du bras, y compris ou non le scapulum.

III. — Les mêmes expériences ont été effectuées sur le membre postérieur, avec extraction du fémur, ou des os tibia et péroné, ou de ces deux os et du fémur, ou enfin après ablation du tarse, combinée ou non avec l'extraction des os du zeugopode ou de ceux-ci et du fémur.

IV. — Sur les 370 animaux ayant subi l'une ou l'autre de ces interventions, 348 ont régénéré. Les 22 cas exceptionnels se répartissent de la façon suivante: 11 sur 300 animaux amputés dans le stylopode, le zeugopode ou l'autopode (3,6%); 11 sur 70 animaux amputés au ras de l'épaule (15%). Il est possible que la plupart de ces cas de non-régénération soient à mettre sur le compte de

sections de nerfs et de phénomènes de cicatrisation s'opposant à une nouvelle croissance des axones.

V. — Les faits observés par Philipeaux, concernant la non-régénération de la patte après extraction de l'omoplate, sont dus non à la suppression de la pièce squelettique basilaire, mais à l'extirpation et à l'élimination de tout le territoire basal de la patte. Ces expériences se rattachent donc à une autre face du problème, celle des territoires de régénération, sur laquelle Guyénot (1926) a récemment attiré l'attention et que M. Vallette (1926) a mise en évidence dans le cas de la régénération du museau.

VI. — Après ablation du squelette, il se forme dans le régénérat un blastème squelettogène de nouvelle formation, n'ayant aucun rapport génétique avec l'ancien squelette et dont l'origine doit être placée dans les parties molles situées en arrière de la surface d'amputation.

VII. — L'étude, par le moyen de radiographies, effectuées à divers intervalles, et par la méthode histologique, des parties régénérées, montre qu'il y a une différence certaine, au point de vue des pièces squelettiques néoformées, entre la régénération normale,en présence d'os, et la régénération en l'absence du squelette ancien, celle-ci étant moins complète.

VIII. La méthode de l'extraction du squelette permet d'analyser les potentialités régénératives propres à chaque segment. Celles-ci peuvent être exprimées, d'une façon générale, en disant que chaque segment (segment basilaire, stylopode, zeugopode, partie basale de l'autopode) a, en principe, la potentialité de régénérer le squelette des segments plus distaux, mais non son propre squelette. La régénération, quand elle se fait à partir de l'épaule, reconstitue le squelette du bras, de l'avant-bras et de la main; à partir du bras, elle reforme le radius, le cubitus et les os de la main; à partir de l'avant-bras, elle n'engendre que le squelette de la main; à partir de la zone carpienne, il n'y a reconstitution que des os du reste de la main.

IX. Toutefois, cette expression des potentialités propres à chaque segment peut être masquée par deux ordres de processus: *a*) par suite des phénomènes de rétraction, de désorganisation et de cica-

trisation des parties molles, consécutifs à l'extraction de l'os et à l'amputation, le niveau effectif de régénération peut être reporté très en arrière du niveau d'amputation, jusqu'à se trouver placé dans le segment antécédent. La régénération, après une amputation dans l'avant-bras, par exemple, peut alors avoir son point de départ dans le bras, qui manifeste ses potentialités propres, plus étendues; *b*) lorsque le blastème squelettogène a subi, en direction centrifuge, la différenciation des parties squelettiques des segments distaux, il reste souvent, en arrière, un reliquat de matériel formateur qui peut être utilisé de différentes manières. Tantôt il se soude aux os distaux régénérés, leur constituant une extrémité proximale, anormalement développée; tantôt il devient indépendant sous forme d'un nodule irrégulier; tantôt enfin il peut prendre la forme de la portion distale de l'os du segment qui a été le siège de l'amputation. C'est ainsi qu'après amputation dans le bras, il peut y avoir, outre la formation du radius et du cubitus et des os de la main, différenciation, en arrière, plus tardive et en direction centripète, d'un morceau d'humérus, par une utilisation du matériel formateur résiduel qui aboutit ainsi à une sorte de régulation.

X. L'analyse de ces faits permet de préciser le sens qu'il faut donner au mot de potentialité appliqué aux capacités de régénérations des divers segments du membre. Ces potentialités différentielles ne résultent pas d'une dissemblance de constitution spécifique des tissus, conditionnant, d'une façon absolue, la régénération de telles ou telles parties squelettiques. Elles s'expriment directement par la masse moyenne du blastème squelettogène auquel chaque segment donne naissance et c'est cette masse qui conditionne le nombre de pièces squelettiques régénérées (V. Bischler et E. Guyénot, 1926). Pour un même segment, cette masse présente une certaine variabilité qui paraît être fonction, ainsi que cela résulte de certaines considérations portant sur les résultats des greffes osseuses, des phénomènes de rétraction ou de désorganisation des parties molles. Corrélativement, le nombre des pièces squelettiques peut être inférieur ou plus fréquemment supérieur à ce qui devrait, en principe, être reconstitué. D'une façon générale, la masse du blastème squelettogène paraît être fonction des dimensions de la surface de régénération et de l'architecture des parties molles à ce niveau.

XI. Cette notion de potentialités propres aux divers segments du membre, s'exprimant par la masse du blastème formateur auquel ils donnent naissance, ne doit pas être confondue avec la notion de territoires généraux de régénération, tels que le territoire patte, dont la suppression complète entraîne la disparition de la possibilité de régénérer l'organe totalement extrait.

XII. La relation entre la masse du blastème squelettogène et le nombre des pièces squelettiques régénérées est un cas particulier de la loi formulée par E. Guyénot et O. Schotté (1923) du rapport existant entre la masse et la morphologie du régénérat. Elle peut ici s'exprimer en disant qu'un excès ou une insuffisance de matériel formateur ne se traduit pas par la néoformation de parties identiques qui seraient proportionnellement plus grandes dans un cas, plus petites dans l'autre. Le squelette néoformé n'est pas géant ni reconstitué en miniature. Tout se passe comme s'il fallait une masse donnée de matériel pour chaque ébauche devant être régénérée. S'il y a plus de matériel qu'il n'est nécessaire, il en persiste un reliquat ; si le matériel est insuffisant, une des pièces squelettiques manque ou est incomplètement reconstituée.

XIII. Le remplacement d'un os par un os étranger greffé à sa place (humérus remplacé par un fémur et vice-versa; fémur remplacé par les os radius et cubitus, ou tibia et péroné, et vice-versa; fémur remplacé par une côte ou un morceau de scapulum) ne change rien, ainsi que P. Weiss (1922) l'avait constaté dans quelques essais, aux capacités propres de régénération du membre. Le bras continue à régénérer une patte antérieure, quelle que soit la pièce squelettique qui ait été greffée à la place de l'humérus. Ces résultats confirment ceux qui ont été obtenus par la simple extraction des os, montrant que ceux-ci n'interviennent pas dans la genèse du régénérat.

XIV. Les expériences de greffes d'os, effectuées dans 53 cas, permettent de préciser la raison pour laquelle la régénération normale (en présence d'os) est toujours plus complète que la régénération à partir d'un segment désossé. La surface de section osseuse, se trouvant au niveau de la zone d'amputation, sert de base au blastème formateur en voie de différenciation, et accapare, par une action d'ordre mécanique, une partie de ce blastème qui

est utilisée en complétant l'os sectionné. C'est ainsi que l'os présent — que ce soit l'os du segment lui-même, ou cet os greffé en position retournée, ou un os étranger transplanté — se trouve complété d'une façon plus ou moins totale, par utilisation d'une partie du blastème squelettogène. Toutes les fois, par contre, que l'os normal ou greffé se trouve, soit très en arrière de la surface de régénération, soit déplacé par rapport à l'axe du membre, tout se passe comme si le squelette manquait entièrement et le segment intéressé manifeste alors ses potentialités propres, comme dans les cas où le squelette a été simplement extrait. Ces faits soulignent la nature des relations d'ordre mécanique qui s'établissent, dans la régénération normale, entre l'os sectionné et le blastème de régénération.

XV. La comparaison de l'étendue de la partie de l'os, présent dans la surface d'amputation, qui a été complétée par régénération — suivant la nature des os présents — montre que celle-ci est d'autant moindre que les os sont plus courts ou plus différents de l'os normal. L'analyse des faits conduit à penser que l'extraction de l'os suivie de greffe d'un os étranger entraîne une rétraction et un remaniement d'autant plus grand des parties molles que l'os transplanté est plus dissemblable de l'os normal. Corrélativement, la masse du blastème est d'autant plus faible, si bien qu'il y a de moins en moins de matériel formateur utilisable pour la reconstitution de l'os du segment amputé. Il paraît donc y avoir une relation entre l'architecture des parties molles et la masse du blastème squelettogène.

XVI. Tandis que la greffe d'os n'est suivie d'aucune action directe — en dehors des actions mécaniques et secondaires envisagées plus haut — sur la morphologie du régénérat, la greffe de segments entiers, comprenant l'os avec les parties molles ou ces dernières seulement, apporte une vérification directe de la localisation des potentialités de régénération dans les parties molles de chaque segment.

1° La greffe du territoire tarse, à la base de la cuisse, privée de fémur, entraîne, chaque fois que la régénération part du fragment greffé, la reconstitution du pied seulement; celui-ci est alors directement implanté sur la ceinture pelvienne, et la patte régénérée est du type phocomèle. Lorsque la greffe a été perdue ou est trop réduite et hors de l'axe du membre, il y a régénération d'une patte

complète, comme dans les expériences de simple extraction des os.

2° La greffe, à la place du fémur, d'une vertèbre caudale avec les parties molles adjacentes, a entraîné la régénération d'une petite queue dépourvue de squelette régénéré, mais dont la morphologie externe était très caractéristique.

3° La greffe d'un bras, sans squelette, sur le dos de l'animal, a, dans deux cas, réussi et a été suivie de la régénération de l'avant-bras et de la main. L'examen histologique montre que seuls les os du zeugopode et de l'autopode ont été régénérés à partir du stylopode transplanté, ce qui est une nouvelle preuve des potentialités régénératives propres à chaque segment.

XVII. Ces dernières expériences confirment que c'est bien dans les parties molles de chaque segment qu'il faut localiser les potentialités régénératives caractéristiques de chaque partie du membre. L'ensemble des faits rapportés plus haut est de nature à permettre de préciser le lien dont l'existence a été établie par P. de Giorgi et, par P. de Giorgi et E. Guyénot (1923), qui rattache la différenciation du régénérat à l'action exercée sur son évolution par les tissus constituant sa base naturelle.

AUTEURS CITÉS

1923. Bischler, V. *Rôle du squelette dans la régénération des membres du Triton.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, vol. 40, p. 158.

1925. — *Régénération des pattes de Triton après ablation du squelette du zeugopode ou de l'autopode.* C. R. Soc. Biol., t. 92, p. 776.

1925. Bischler, V. et Guyénot, E. *Régénération des pattes de Triton après extirpation du squelette des ceintures ou du stylopode.* C. R. Soc. Biol., t. 92, p. 678.

1925. — *Les potentialités régénératives dans les pattes privées de squelette.* C. R. Soc. Biol., t. 92, p. 774.

1926. — *Les potentialités régénératives différentielles des divers segments du membre sont une expression de la masse du blastème squelettogène.* C. R. Soc. Biol., t. 94, p. 968.

1911. Fritsch, C. *Experimentelle Studien über Regenerationsvorgänge des Gliedmassenskelets der Amphibien.* Zool. Jahrbücher, Abt. allg. Zool. u. Phys., Bd. 30, p. 377-472.

1924. Giorgi, P. de. *Les potentialités des régénérats chez Salamandra maculosa.* Rev. suisse de Zool., vol. 31, p. 1-52.

1923. Giorgi, P. de et Guyénot, E. *Les potentialités des régénérats: croissance et différenciation.* C. R. Soc. Biol., t. 89, p. 488.

1926. Guyénot, E. *La perte du pouvoir régénérateur chez les Anoures, étudiée par la méthode des hétérogreffes.* C. R. Soc. Biol., t. 94, p. 437.

1923. Guyénot, E. et Schotté, O. *Relation entre la masse du bourgeon de régénération et la morphologie du régénérat.* C. R. Soc. Biol., t. 89, p. 491.

1925. Guyénot, E. et Vallette, M. *Régénération du nez et de la mâchoire supérieure chez les Urodèles.* C. R. Soc. Biol., t. 93, p. 1276.

1874. Legros. *(Communication posthume présentée par Onimus.)* C. R. Soc. Biol., t. 26 (6me série, I), p. 28.

1918. Morrill, C. V. *Some experiments on regeneration after exarticulation in Diemyctilus viridescens.* Jour. exp. Zool., vol. 25, p. 107-126.

1922. Naville, A. *Histogenèse et régénération du muscle chez les Anoures.* Arch. Biol., t. 32, p. 5-139.

1924. — NAVILLE, A. *Recherches sur l'histogenèse et la régénération chez les Batraciens anoures (Corde dorsale et téguments)*. Arch. Biol., t. 34, p. 235-344.

1866. PHILIPEAUX, J. M. *Expériences démontrant que les membres de la Salamandre aquatique (Triton cristatus L.) ne se régénèrent qu'à la condition qu'on laisse au moins sur place la partie basilaire de ces membres.* C. R. Acad. Sc., t. 63, p. 576-578.

1867. — *Sur la régénération des membres chez l'Axolotl (Siren pisciformis).* C. R. Acad. Sc., t. 64, p. 1204.

1869. — *Expériences démontrant que les nageoires des Poissons ne se régénèrent qu'à la condition qu'on laisse au moins sur place leur segment basilaire.* C. R. Acad. Sc., t. 68, p. 669.

1876. — *Les membres de la Salamandre aquatique bien extirpés ne se régénèrent point.* C. R. Acad. Sc., t. 82, p. 1162.

1903. REED, M. A. *The regeneration of a whole foot from the cut end of a leg containing only the tibia.* Arch. f. Entwmech., Bd. 17, p. 150-154.

1926. SCHOTTÉ, O. *Système nerveux et régénération chez le Triton.* Rev. suisse Zool., vol. 33, p. 1-211.

1926. VALLETTE, M. *Mécanisme de la régénération du museau chez les Urodèles.* C. R. Soc. Phys. Hist. nat., vol. 43, p. 28-32.

1922. WEISS, P. *Unabhängigkeit der Extremitätenregeneration vom Skelett (bei Triton cristatus).* Akad. Wissen. Wien, 30 nov. 1922.

1925. — *Unabhängigkeit der Extremitätenregeneration vom Skelett (bei Triton cristatus).* Arch. f. Entwmech., Bd. 104, p. 359-394.

1901. WENDELSTADT, H. *Ueber Knochenregeneration. Experimentelle Studie.* Arch. mikr. Anat., Bd. 57, p. 799-822.

1904. — *Experimentelle Studie über Regenerationsvorgänge am Knochen und Knorpel.* Arch. mikr. Anat., Bd. 63, p. 766-795.

EXPLICATION DES PLANCHES

Radiographies de membres antérieurs ou postérieurs de Tritons, après extraction ou greffe d'os.

Planche 5.

Fig. 1 à 9. — Du côté gauche, régénération après extraction du fémur et amputation dans la cuisse. A droite, patte normale (5 à 9) ou en régénération en présence de l'os (1 à 4). (Série A I.)

Fig. 10. — Régénération (du côté gauche), après extraction de l'humérus et amputation dans le bras. (Série A II.)

Fig. 11 à 16. — Régénération (du côté gauche) après extraction du scapulum et de l'humérus et amputation dans le bras. (Série A III.)

Fig. 17 à 19. — Régénération (à gauche) après extraction du tibia et du péroné et amputation dans la jambe. (Série B I).

Fig. 20. — Régénération (à gauche) après extraction des os fémur, tibia et péroné et amputation dans la jambe. (Série B III.)

Fig. 21. — Régénération (à gauche) après extraction des os humérus, radius et cubitus et amputation dans l'avant-bras. (Série B IV.)

Fig. 22. — Régénération (à gauche) après extraction des os scapulum, humérus, radius et cubitus et amputation dans l'avant-bras. (Série B V.)

Fig. 23. — Régénération (à gauche) après extraction des os tibia, péroné et du tarse et amputation dans la région tarsienne. (Série C I.)

Fig. 24. — Régénération (à gauche) après extraction des os radius, cubitus et du carpe et amputation dans la région carpienne. (Série C II.)

Fig. 25. — Régénération (à gauche) après extraction du cubitus (avec conservation du radius) et des os du carpe et amputation dans la région carpienne. (Série C III.)

Fig. 26 et 27. — Régénération (à gauche) après extraction des os fémur, tibia, péroné et du tarse et amputation dans la région tarsienne. (Série C IV.)

Fig. 28. — Régénération (à gauche) après extraction des os humérus, radius, cubitus et du carpe et amputation dans la région carpienne. (Série C V.)

Fig. 29 et 30. — Régénération (à gauche) après extraction des os scapulum, humérus, radius, cubitus et du carpe et amputation dans la région carpienne. (Série C VI.)

Planches 6 et 7.

Fig. 31 à 37. — Régénération (à gauche) après greffe de fémur à la place de l'humérus et amputation dans le bras. (Série I.)

Fig. 38 à 41. — Régénération (à gauche) après greffe de l'humérus à la place du fémur et amputation dans la cuisse. (Série II.)

Fig. 42 à 45. — A gauche, greffe de tibia et de péroné à la place du fémur et amputation dans la cuisse. A droite, greffe de fémur à la place des os tibia et péroné et amputation dans la jambe. (Séries III et IV.)

Fig. 46 à 49. — Régénération après greffe (à gauche) des os tibia et péroné à la place du fémur et amputation dans la cuisse. (Série III.)

Fig. 50 et 51. — Régénération après greffe des os radius et cubitus à la place du fémur et amputation dans la cuisse (à gauche). (Série IV.)

Fig. 52 et 53. — Greffe des os de la région du genou à la place du fémur du côté gauche; greffe du fémur à la place des os de la région du genou du côté droit. (Séries V et VIII.)

Fig. 54. — Régénération (à droite) après greffe du fémur à la place des os tibia et péroné. A gauche, régénération après extraction du fémur. (Série VI.)

Fig. 55 et 56. — Régénération (à gauche) après greffe du fémur à la place des os radius et cubitus et amputation dans l'avant-bras. (Série VII.)

Fig. 57. — Greffe de côte à la place du fémur (à gauche) et amputation dans la cuisse. (Série IX.)

Fig. 58. — Greffe d'un fragment d'omoplate à la place du fémur et amputation dans la cuisse (à gauche). (Série X.)

Fig. 59 à 62. — Régénération après greffe du fémur en position retournée et amputation dans la cuisse (à gauche). (Série XI.)

Fig. 63 à 65. — Régénération après extraction de la partie proximale du fémur. (Série XII.)

Fig. 66 à 71. — Régénération après greffe du territoire tarse à l'intérieur de la cuisse dont le fémur a été extrait (à gauche).

Fig. 72 à 74. — Régénération après greffe, dans la cuisse désossée, d'un territoire de la queue.

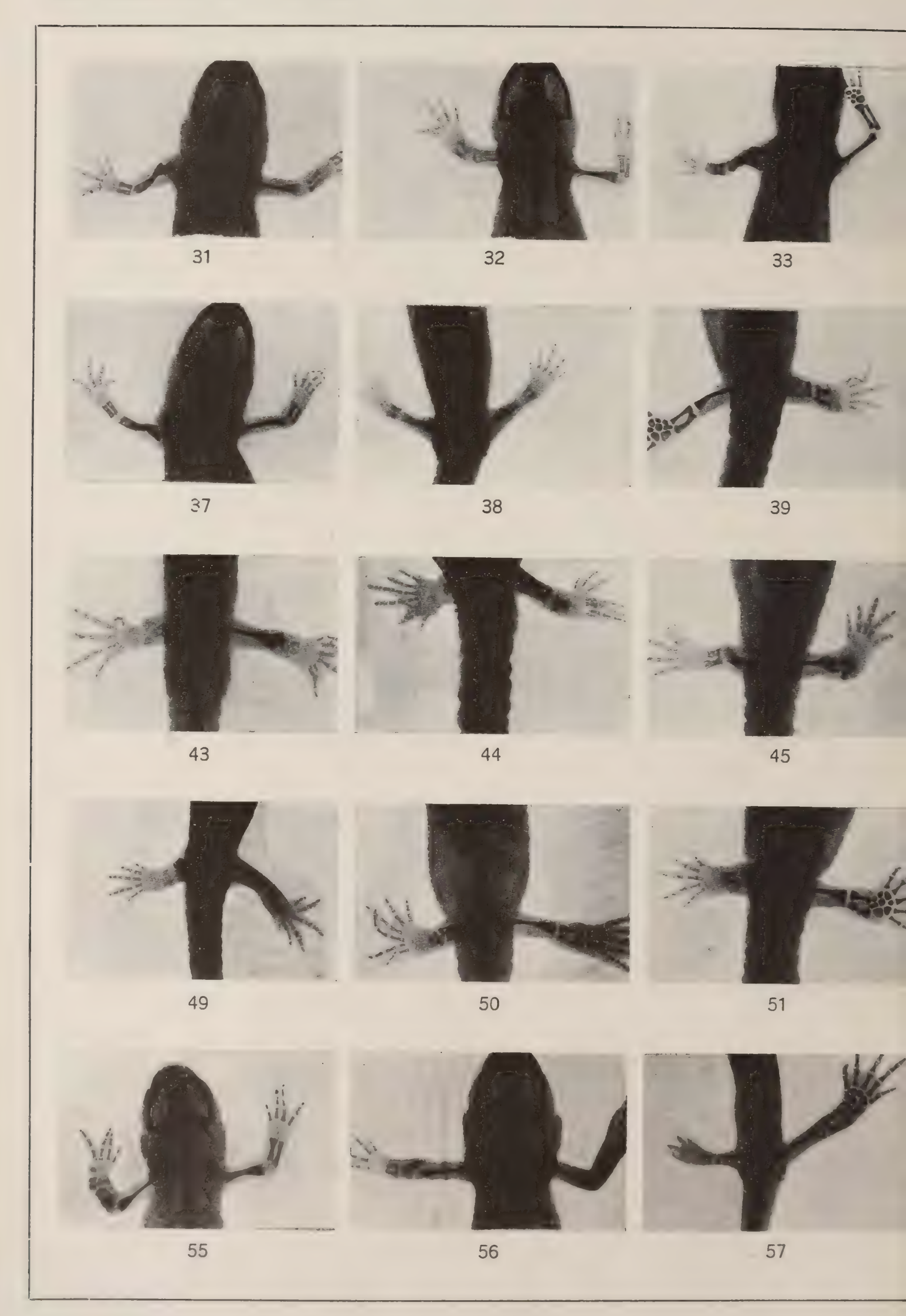
Fig. 75. — Régénération après résection de l'extrémité distale du fémur; le fragment proximal resté en place a basculé et la régénération s'est faite comme en l'absence complète d'os.

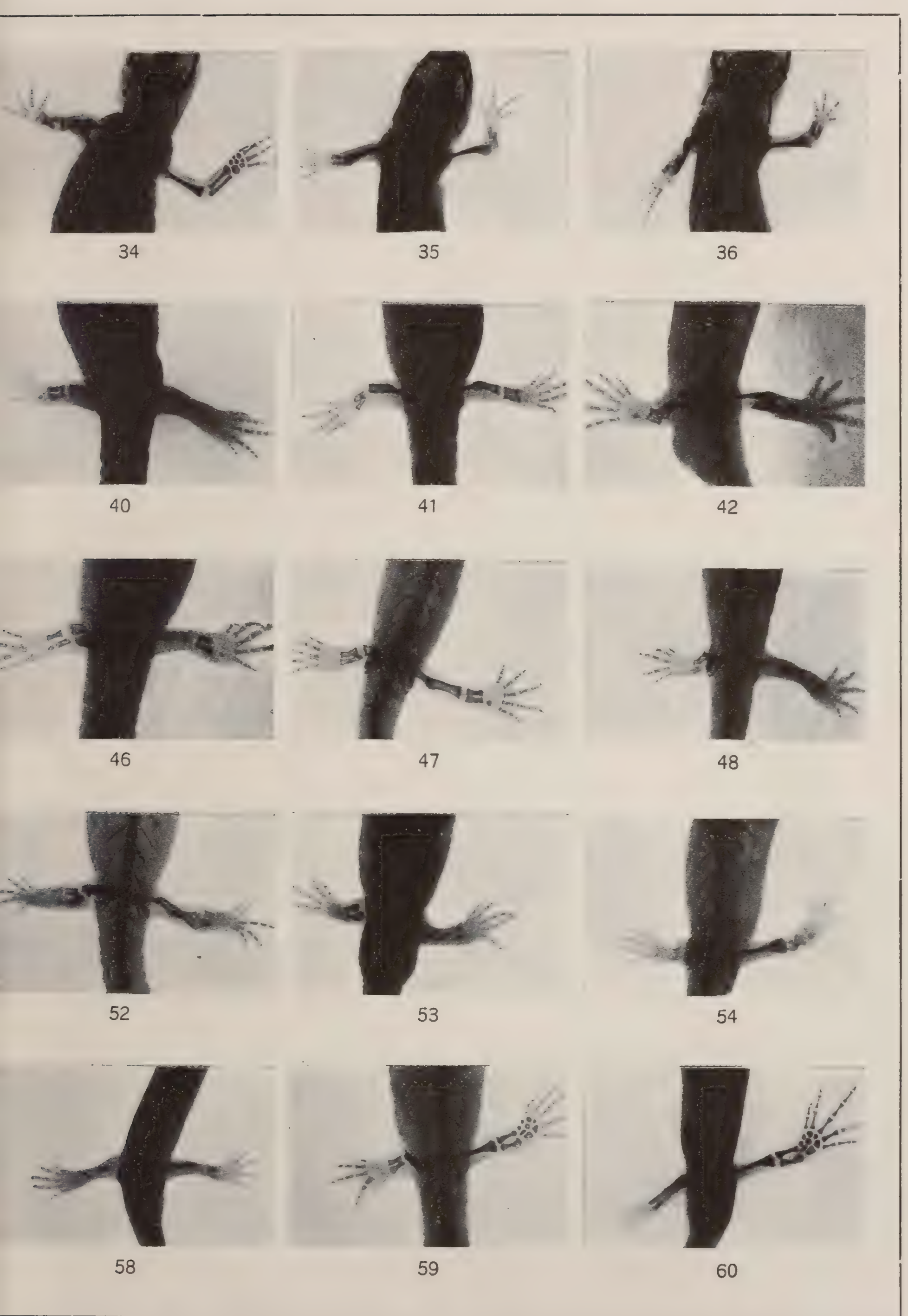


V. Bischler — R

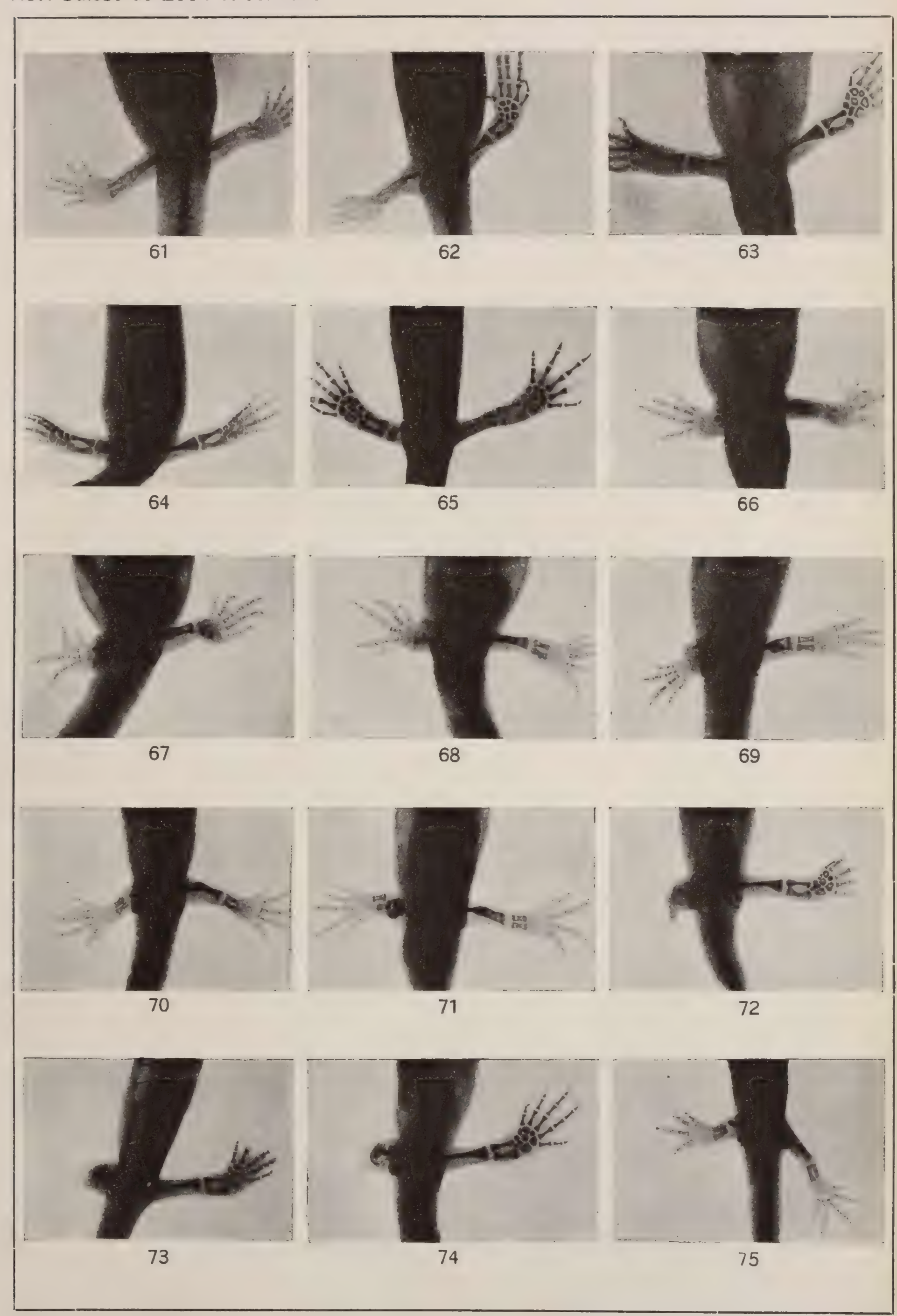


Régénération


31
32
33
37
38
39
43
44
45
49
50
51
55
56
57



Régénération



V. Bischler — Régénération

Vol. 33, nº 17. — Juillet 1926.

Notes malacologiques

par

G. MERMOD

Assistant au Muséum de Genève.

Avec 14 figures dans le texte.

I. Anatomie des organes reproducteurs de *Vitrea diaphana* var. *subrimata* Rhein. et *Vitrea cristallina* var. *andraei* Bttg.

Grâce à l'amabilité du Dr HAAS, de Francfort, j'ai pu examiner des cotypes de *Vitrea subrimata* de la collection RHEINHARDT.

La comparaison de ces échantillons avec ceux de diverses provenances suisses confirme ce que certains auteurs avaient déjà pensé, c'est-à-dire que la faune helvétique ne renferme vraisemblablement pas la véritable *Vitrea diaphana* de STUDER, complètement dépourvue d'ombilic. Il existe bien, en Allemagne par exemple, une espèce de *Vitrea* à ombilic complètement obturé, mais personne à ma connaissance ne l'a retrouvée en Suisse. D'autre part, RHEINHARDT a décrit une *Vitrea diaphana* var. *subrimata* avec un petit ombilic. Cette espèce est commune en Suisse et il est probable que c'est cette forme que STUDER a eue sous les yeux car, à l'époque où il créait son espèce, la présence d'une petite perforation ombilicale masquée par le bord columellaire pouvait parfaitement passer inaperçue, à un examen un peu superficiel.

Je pense donc que tous les échantillons de *Vitrea diaphana* provenant de Suisse sont, en réalité, des *Vitrea diaphana* var. *subrimata* Rh., donc faiblement, mais nettement, ombiliqués.

Cette espèce est fréquente dans les endroits boisés du Jura, au printemps, de préférence entre les blocs moussus des anciens éboulis et dans les troncs pourris.

L'anatomie des organes génitaux de la variété *subrimata* n'a pas été étudiée, à ma connaissance. Celle du type a été décrite et figurée par Soos (1917, p. 158, fig. 84), d'après un seul exemplaire probablement encore jeune. Cette description ne concerne que l'ensemble des organes reproducteurs, la structure interne du pénis n'est pas mentionnée.

J'ai récolté en avril 1926, à Ste-Croix (Jura vaudois), à 1200 mètres d'altitude environ, quelques exemplaires adultes dans le but de vérifier leur anatomie génitale. Cet examen m'a donné les résultats suivants.

La glande hermaphrodite, difficile à séparer du foie qui l'enrobe, est composée de plusieurs faisceaux d'acinis. Le canal hermaphrodite, peu sinueux mais très épais, se termine par une petite vésicule séminale noyée dans la masse de la glande albumineuse. Cette dernière, bien développée, est de forme oblongue. Le spermoviducte est de longueur médiocre. La prostate, peu développée, est visible surtout dans sa partie moyenne. L'utérus donne naissance à un

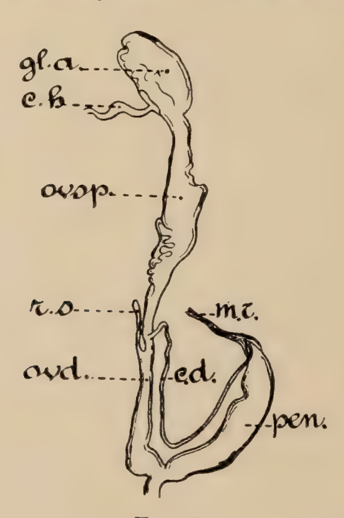


Fig. 1.

Organes reproducteurs de *Vitrea diaphana* var. *subrimata* Rhein.

atr. = atrium; *c. d.* = canal déférent; *c. h.* = canal hermaphrodite; *ép. ext.* = épines placées sur la paroi interne de la poche du pénis; *ép. m.* = épines marginales; *ép. méd* = épines médianes; *gl. a.* = glande de l'albumine; *gl. h.* = glande hermaphrodite; *gl. vag.* = glande vaginale; *m. r.* = muscle rétracteur; *org. érec.* = organe érectile; *ovd.* = oviducte libre; *ovsp.* = ovispermiducte; *par. pén.* = paroi du pénis; *p. b.* = papille basale; *p. b. i.* = papille basale intérieure; *pr.* = prostate; *vag.* = vagin; *1re ép. marg.* = première épine marginale.

petit diverticule de faible longueur, terminé par un étroit cul-de-sac, le réceptacle séminal, d'aspect presque rudimentaire. L'oviducte libre est allongé, subcylindrique. Le vagin, un peu renflé, est dépourvu de toute trace de glande vaginale. L'atrium est assez allongé. Extérieurement, le pénis est formé par une poche allongée subcylindrique. L'extrémité proximale amincie se termine par un gros muscle rétracteur en connexion avec le muscle columellaire. Le canal déférent, très mince, se détache de l'oviducte un peu au-dessus du point de jonction du canal du réceptacle séminal, et aboutit à l'extrémité proximale du pénis. Le muscle rétracteur semble, en quelque sorte, fendu en long, afin de permettre une jonction exactement terminale du canal spermatique.

En fendant la paroi du pénis dans sa longueur, à partir de sa

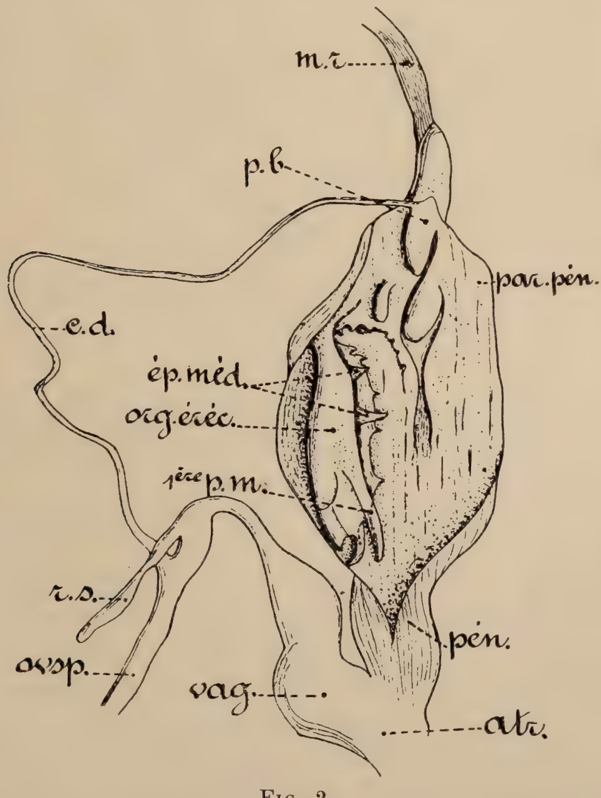


FIG. 2.
Pénis fendu montrant l'organe érectile épineux (pour l'explication des lettres, voir fig. 1).

portion distale, on est surpris de trouver à l'intérieur un organe vraisemblablement érectile, d'une complication étonnante. Cet appareil, dans sa position normale, est enroulé en spirale à la façon d'une étoffe de parapluie; il est muni de nombreuses et fortes épines rigides qui résistent à la pression de l'aiguille. Elles sont disposées sur l'organe érectile (sarcobelum) en deux rangées à peu près parallèles. La série marginale, de beaucoup la plus nombreuse, débute à l'extrémité distale par une forte épine recourbée au bout. Les pointes suivantes, au nombre de 16 à 19, diminuent d'importance à mesure qu'elles se rapprochent de l'extrémité proximale et de la paroi interne de la poche du pénis. Les dernières pointes se

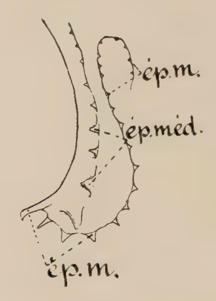


Fig. 3.
L'organe érectile étalé (légèrement schématisé)
(pour l'explication des lettres, voir fig. 1).

trouvent même nettement placées sur cette paroi. La rangée interne est formée également d'une série de 9 épines dont la taille diminue du sommet à la base de l'organe. Sur la paroi interne de la poche, à la base du sarcobelum, se trouvent trois grosses papilles. Celle située à l'extrémité proximale est la plus grosse et régulièrement conique; sa base semble correspondre exactement avec le point de jonction du canal déférent. Elle est vraisemblablement traversée par le prolongement de ce canal.

Afin de reconnaître si l'organe érectile décrit ci-dessus se retrouverait identique dans une espèce voisine, j'ai disséqué également la *Vitrea (Crystallus) crystallina* var. *andraei* Bttg. que l'on trouve assez communément dans les endroits un peu marécageux et boisés. Ces exemplaires proviennent des bords du Rhône, vers sa jonction avec l'Arve, à Genève. Quelques renseignements sur l'espèce type

sont donnés dans Wagner (1915, p. 496, pl. 12, fig. 96); ils ne concernent que l'extérieur des organes reproducteurs.

La disposition de ces organes est semblable dans ses grandes lignes à celle de *Vitrea diaphana* var. *subrimata*. Cependant, il y a des différences bien nettes. Chez l'espèce précédente, la vésicule séminale était à peine visible; dans celle-ci, par contre, elle est bien développée et recourbée sur elle-même en forme de cornue; elle fait une forte saillie sur la glande albumineuse. La prostate forme une bande blanchâtre, à nombreuses circonvolutions, qui accompagne sur toute sa longueur l'ovispermiducte. L'oviducte est gros, sub

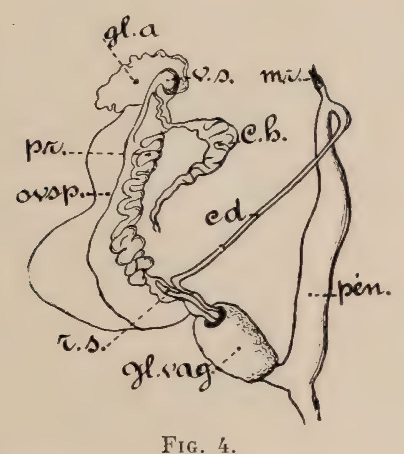


Fig. 4.
Organes reproducteurs de *Vitrea crystallina* var. *andraei* Bttg.
(pour l'explication des lettres, voir fig. 1).

transparent, sa partie libre est courte. Le vagin est entouré par une grosse glande vaginale d'aspect spongieux, qui faisait totalement défaut dans l'espèce précédente. L'oviducte libre se bifurque à sa base en donnant naissance au canal du réceptacle séminal. Ces deux conduits restent intimement accolés. Le réceptacle proprement dit est complètement rudimentaire, son extrémité proximale est accolée à la prostate vers l'endroit où se détache le canal déférent.

Le pénis est formé d'un long cylindre atténué à son extrémité proximale. C'est là que le muscle rétracteur et le canal déférent se soudent au pénis. En ouvrant longitudinalement la poche qui contient l'organe copulateur, on aperçoit un appareil érectile assez

semblable à celui de l'espèce précédemment décrite. C'est presque la même disposition, mais le nombre et la position des épines sont différents. Le sarcobelum n'est muni que d'une seule série d'aiguillons marginaux. La rangée médiane fait défaut. La première épine est extrêmement longue et rectiligne; les suivantes diminuent de longueur en formant une série d'environ dix pointes jusqu'à la papille basale. Tandis que, dans l'espèce précédente, il existait une série médiane, dans la *V. crystallina* var. *andraei* ces for-

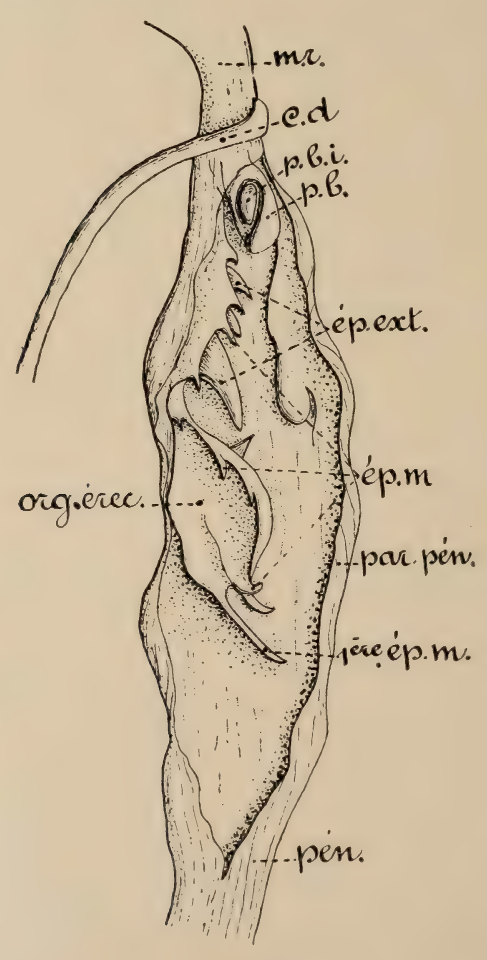


Fig. 5.

Pénis fendu montrant l'organe érectile épineux.
(pour l'explication des lettres, voir fig. 1).

mations sont reportées sur la paroi interne de la poche du pénis. Il existe quatre grandes papilles épineuses dont l'une est particulièrement développée. La basale, qui est en contact avec le point d'arrivée du canal déférent, a une conformation spéciale. Elle est fendue sur le côté et, dans cette ouverture, on aperçoit nettement une seconde petite papille enchâssée dans la première. C'est certainement un appareil qui sert à régler l'arrivée du sperme dans le pénis.

Quelle est la fonction d'un appareil aussi compliqué ? Elle me paraît pouvoir être de deux sortes : la première qui vient à l'esprit est celle d'un organe copulateur érectile et évaginable, les épines servant à une fixation plus intime ou à une excitation mutuelle plus forte. Mais cet organe si complexe joue peut-être aussi le rôle de « moule » à l'égard du spermatophore. Celui-ci devrait alors posséder une forme à peu près semblable. Dans un des cas observés, le spermatophore s'est présenté sous forme d'un fuseau allongé, hyalin à ses deux extrémités et à peu près lisse. Il ne semblait donc pas avoir épousé la forme si spéciale de son moule supposé.

Les organes génitaux des deux espèces, décrits ci-dessus, montrent des différences assez notables; tout d'abord par la présence chez *Vitrea crystallina* var. *andraei* Bttg. d'une forte glande vaginale qui ressemble à celle des Hyalines proprement dites. Cette glande faisait défaut chez les trois exemplaires de *Vitrea diaphana* var. *subrimata* disséqués. Il semble donc bien qu'il ne s'agit pas d'un défaut de maturité sexuelle. La disposition, le nombre et la répartition des épines sur le sarcobelum des deux espèces sont suffisamment différents pour qu'il soit possible d'employer ces caractères pour leur classement. LINDHOLM (1926, p. 87) rappelle du reste que WESTERLUND, CLESSIN et d'autres auteurs avaient déjà, en se basant sur les caractères conchyliologiques, réparti les deux espèces dans des sections différentes. La *Vitrea diaphana* est placée dans les *Vitrea* sens. strict. tandis que la *Vitrea crystallina* fait partie de la section des *Crystallus* de LOWE. Si, d'après les observations anatomiques relatées ci-dessus, il se confirme que les *V. diaphana* sont toujours dépourvues de glande vaginale et que les *Crystallus crystallinus* en sont au contraire munies, il me semble qu'il doit y avoir une séparation systématique encore plus importante entre ces espèces, de l'ordre du sous-genre en tout cas, et non seulement de la section.

II. Notes systématiques sur quelques espèces arctico-alpines de *Vertigo*.

Bourguignat (1862, p. 40, pl. 1, figs. 11-12) décrit et figure sous le nom de *Vertigo eumicra* une coquille qui se trouve dans la collection de cet auteur (au Muséum de Genève) en un seul exemplaire (malheureusement détérioré). La station type est située près de Lucerne, dans les ruines du château de Habsbourg. La figure et la description originales sont parfaitement conformes au type. La forme est nettement celle d'un *Pupilla* presque cylindrique et non pas celle d'un *Vertigo*, beaucoup plus cylindroconique. Le labre et le bourrelet nuqual qui l'accompagnent, et que Bourguignat ne mentionne pas, la striation de la coquille formée d'un réseau épidermique à mailles allongées et anastomosées, tous ces caractères rapprochent l'espèce



Fig. 6.
Pupilla eumicra Bgt.

de Bourguignat du *Pupilla sterri* Voith. La seule différence réside dans l'absence de dentition aperturale, mais, comme l'individu est un peu plus petit que les exemplaires normaux, il doit être considéré comme une simple aberration, ou comme un exemplaire jeune muni déjà de son bourrelet mais pas encore de ses dents. Ce qui confirme plutôt cette dernière supposition, c'est que la coquille est mince et transparente. Je pense donc que le nom de *Vertigo eumicra* de Bourguignat doit disparaître complètement de la nomenclature, d'autant plus que le type est unique et que des topotypes ne semblent pas avoir été retrouvés.

Clessin (1878, pl. 3, fig. 11, p. 85) décrit et figure sous le nom de *Pupa eumicra* Bgt. une espèce provenant de Saint-Moritz (Enga-

dine) dont il ne possédait que cinq exemplaires, dont 1 adulte. Il s'agirait, d'après cet auteur, de la même coquille que celle décrite par Bourguignat. Mais, la figure donnée par Clessin ne correspond pas du tout à celle de l'individu de Lucerne. Le galbe général et la forme de l'ouverture diffèrent. Clessin (1887, p. 280, fig. 179) reprend encore la même désignation spécifique pour son *Vertigo (Alaea) eumicra* Bgt. comprenant l'exemplaire de Lucerne et les cinq échantillons de St-Moritz. La figure publiée dans ce travail ne ressemble plus du tout à celle qui a été donnée par Bourguignat et diffère considérablement de celle que Clessin a publiée en 1878.

Malheureusement, c'est cette figure qui est reproduite par Kobelt (1899, p. 83, fig. 1513) et par Schlesch (1919, p. 29, fig. *b*.). Pilsbry (vol. 26, pl. 20, figs. 11 et 21) donne la figure de Bourguignat 1862 et celle de Clessin 1878.

A notre demande, le Musée de Stuttgart a bien voulu nous permettre d'examiner les originaux de *Vertigo eumicra* de la collection Clessin. Au premier coup d'œil, on voit qu'il n'y a rien de commun entre le *Vertigo eumicra* de Bourguignat et celui de Clessin. Le premier est manifestement un *Pupilla* et le second un *Vertigo*. Comparé avec des *Vertigo arctica* Wallenb., de Laponie et de Finlande, il n'est pas possible de trouver une différence notable entre ces deux espèces. Le galbe et l'ornementation sont semblables. La dentition seule fait complètement défaut dans les coquilles de Clessin. Dans ce groupe de *Vertiginidae*, l'armature aperturale est très variable; c'est ainsi qu'il existe des *V. arctica* à quatre, à trois, à deux et même à une seule dent. Il n'y a donc rien de surprenant à ce que toute dentition fasse défaut.

La figure publiée par Clessin en 1887 est très inexacte ; elle ne donne qu'une idée fausse de la forme de la coquille. Je pense donc qu'il n'est pas inutile d'en redonner la description et de la figurer à nouveau.

Coquille petite, taille $2^{mm},23$ de haut et $1^{mm},39$ de diamètre, ovoïde conique et non pas « pupiforme cylindrique ». Tours de spire au nombre de 6, fortement bombés, ornés de stries d'accroissement serrées, régulières, peu accentuées et, par place, de stries spirales très fines donnant alors l'aspect d'un treillissage obsolète. Suture bien marquée. Dernier tour très grand, occupant à peu près les $\frac{4,5}{7}$ de la hauteur totale. Ouverture à plan un peu oblique, de forme obtusément triangulaire, grâce à la légère incurvation du

bord externe; arrondie inférieurement et vers la commissure sutu-rale. Labre simple, droit, non tranchant, légèrement réfléchi dans la région columellaire. Un faible callus blanchâtre réunit les deux bords labiaux et tapisse la région pariétale, chez les individus adultes.



Fig. 7.
Vertigo eumicra Cless.

Ouverture complètement dépourvue de dents. Ombilic nettement ouvert. Entonnoir périombilical large. La base du dernier tour est arrondie et non contractée.

Un des exemplaires de Clessin, incomplet et en mauvais état, possédait encore le corps de l'animal desséché. Par immersion dans la potasse caustique, j'ai ramolli les parties charnues et suis parvenu à extraire la radule, sans dommage pour la coquille. La formule radulaire de l'exemplaire préparé est la suivante:

$$\frac{1}{2}+\frac{4}{5}+\frac{1}{3}+\frac{8}{3}+\frac{M}{3}+\frac{8}{3}+\frac{1}{3}+\frac{4}{5}+\frac{1}{2}\times 105 \text{ environ.}$$

La centrale est très nettement tricuspide, sa plaque basale est quadratique. Toute la lignée centrale se trouve légèrement décalée par rapport aux autres rangées. Les latérales ont un endocône bien développé; l'ectocône est beaucoup plus petit et le centrocône, très petit, a nettement l'aspect d'une cuspide supplémentaire. Les plaques basales de toutes les latérales sont sensiblement carrées. A mesure que l'on examine les latérales vers l'extérieur, la cuspide externe et la centrocuspide grandissent. Dans la neuvième rangée, que je considère comme représentant la ligne de démarcation entre latérales et marginales, les trois cuspides sont presque égales. Les dents marginales montrent toujours les trois cuspides principales, avec de petites pointes intermédiaires dans chaque intervalle.

Ces dents, à 5 cuspides beaucoup plus larges, sont nettement pectiniformes. La plaque basale, rectangulaire, ne dépasse pas l'extrémité des cuspides. La dernière dent marginale a un aspect nettement embryonnaire.

M. le Dr Bütikofer a bien voulu me permettre d'examiner ses types de *Vertigo zschokkei*. De son côté, le Dr Bollinger du Musée

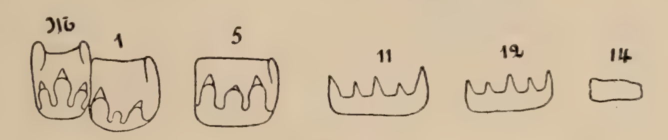


Fig. 8.
Radule de *V. eumicra* Cless.

de Bâle m'a également prêté les échantillons que cet établissement possède. L'auteur de l'espèce, Bütikofer (1920, p. 82), dit qu'il a trouvé deux formes distinctes de son *V. zschokkei*, l'une grosse, à ouverture munie d'une dent pariétale, et l'autre plus petite, édentée, ressemblant beaucoup à un *Vertigo alpestris* dépourvu de dentition aperturale.

Parmi les exemplaires provenant de Giufplan, il s'en trouvait des deux sortes; ceux de Bâle, récoltés à Punt Périf, étaient tous les quatre de petits individus.

J'ai envoyé des photographies de la grande forme à M. Schlesch à Copenhague. Il a bien voulu se charger de demander l'avis de M. Lindholm, de Léningrad. Ces auteurs, ainsi que M. A. Luther, d'Helsingfors, m'ont tous dit qu'il s'agissait très probablement d'un *Vertigo arctica* unidenté, ou plus exactement bidenté, car un des exemplaires montre également une dent columellaire distincte. M. Schlesch m'a fait remarquer l'analogie très grande qui existe entre le *Vertigo zschokkei* Büt. et le *Vertigo hoppi* Möller, du Groenland, figuré par Soos et Schlesch (1924, p. 99, fig. 2 A) et Pilsbry (1922-1926, vol. 27, p. 216).

En comparant la grande forme de *V. zschokkei* avec les exemplaires de *V. arctica* de Finlande et de Laponie, qu'a bien voulu me procurer le Dr A. Luther, je me suis également persuadé qu'il s'agissait bien d'une même espèce à armature aperturale plus pauvre. Aucun caractère important ne permet de distinguer le *V. zschokkei* Büt. et le *V. eumicra* Cless. du *V. arctica* Wallenb. Le

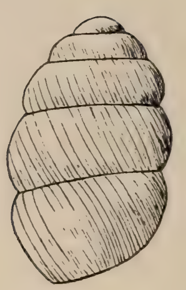



Fig. 9.
Vertigo zschokkei Büt. (grosse forme).

galbe, la striation et l'apparence du réseau épidermique examiné à un fort grossissement, tous ces caractères sont presque identiques. Les tailles sont très voisines, ainsi que le montre le tableau comparatif ci-dessous:

	Hauteur en millimètres	Diamètre en millimètres
Vertigo arctica de Laponie (Coll. Clessin) N° 1	2,325	1,395
» » » N° 2	2,250	1,395
» » » N° 3	2,325	1,395
» » (Dr Oakland coll.) N° 1	2,232	1,395
» » » N° 2	2,387	1,46
» de Finlande (Dr Luther coll.) N° 1	2,015	1,08
» » » N° 2	2,077	1,08
» » » N° 3	2,170	1,147
Vertigo eumicra Engadine (Coll. Clessin) N° 1	2,23	1,39
» » N° 2	2,17	1,39
» » N° 3	2,32	1,39
Vertigo zschokkei Büt., Engadine (grosse forme) N° 1	2,76	1,42

Le plus gros exemplaire serait donc le *V. zschokkei* avec $2^{mm},76$ de hauteur, tandis que les *V. arctica* du Nord de l'Europe auraient environ $2^{mm},25$ de hauteur moyenne.

Il ne m'a pas été possible d'étudier la radule de *V. zschokkei* de la grosse forme; je ne puis donc dire si, par ce caractère également, cette espèce se rapproche beaucoup de *V. eumicra* et de *V. arctica*.

Il reste maintenant à examiner ce qu'est la petite forme de *V.*

zschokkei qui, d'après BÜTIKOFER, ressemble à un *V. alpestris* édenté. L'analogie de forme est en effet frappante, le galbe est presque identique. M. le Dr J. FAVRE a trouvé dans plusieurs gisements quaternaires de craie tuffeuse du Bassin de Genève une coquille qui correspond en tous points à celle de BÜTIKOFER; il l'a déterminée comme *Vertigo parcedentata* Braun. GEYER (1917, p. 69, pl. 2, figs. 71-73) figure cette espèce sous le nom de *Vertigo alpestris parcedentata* Br. La ressemblance est tout à fait frappante et il me semble hors de doute qu'il s'agit bien du *Vertigo parcedentata*, espèce inconnue jusqu'à présent à l'état vivant.

J'ai pu extraire la radule d'un des exemplaires du Musée de Bâle, et l'ai comparée avec celles de *V. alpestris* d'une part et de *V. arctica* d'autre part.

Voici ce que j'ai observé. La radule de *V. parcedentata* se distingue immédiatement de celle de *V. alpestris*. Par contre, celles de *V. alpestris* et de *V. arctica* sont presque identiques. La radule de *V. parcedentata* a une hauteur surprenante de la pointe terminale des cuspides chez les dents centrales et latérales. Ce caractère n'existe pas chez les deux autres espèces où les cuspides sont petites et difficiles à distinguer.

Voici les figures et les formules radulaires des trois espèces mentionnées.

Vertigo arctica, Finlande: $\frac{M}{3} + \frac{8}{3} + \frac{1}{3} + \frac{3}{5} + \frac{2}{?}$ [1]

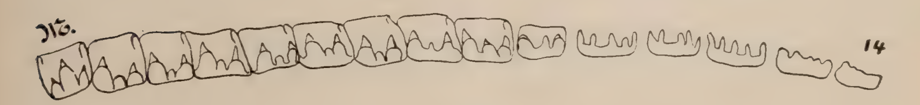


FIG 10
Radule de *V. arctica* Wallb.

Vertigo alpestris, Finlande: $\frac{M}{3} + \frac{7}{3} + \frac{1}{3} + \frac{2}{4} + \frac{1}{4\text{-}6} + \frac{2}{?} + 100$ environ.

[1] WALLENBERG (Malak-Blätter. 1858, p. 100, pl. 1, fig. 3 *e*) ne parle pas et ne figure pas la centrocuspide chez les latérales; ceci provient probablement de ce qu'il ne disposait pas d'un objectif suffisamment puissant.

FIG. 11.
Radule de *V. alpestris* Ald.

Vertigo parcedentata, Punt Périf $\frac{M}{3}+\frac{5\text{-}6}{3}+\frac{1}{3}+\frac{4\text{-}5}{5}+\frac{1}{2}\times 90$ environ.

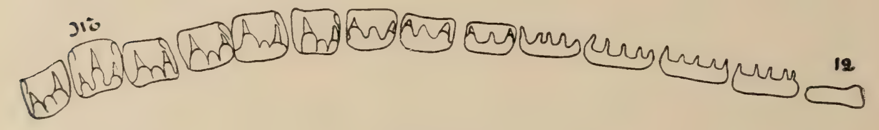


FIG. 12.
Radule de *V. parcedentata* Br.

Les dimensions sont les suivantes, exprimées en μ:

	Demi-largeur de la radule	Largeur de la centrale	Largeur des 2 premières latérales	Largeur des 2 dernières marginales
V. arctica	71	4,75	8,55	11,40
V. alpestris . . .	61	3	8,5	12,3
V. parcedentata . .	67		9,5	11,4

La hauteur de la pointe de la centrocuspide, chez la centrale, est de 1,9 μ environ dans *V. parcedentata*; pour les autres espèces, cette hauteur est si faible qu'il ne m'a pas été possible de la mesurer avec quelque exactitude. Pour toutes les formes mentionnées, les plaques basales sont quadratiques chez les centrales et les latérales. Je crois que le passage des latérales aux marginales a lieu au moment où l'endocône et l'ectocône deviennent égaux. Dans la partie supérieure des plaques basales, chez les centrales et les latérales, on observe des sortes d'épaississements ou de gaufrages. Cette particularité se montre symétriquement chez la centrale et à l'extérieur seulement chez les latérales. Il se confond parfois avec l'ectocône des latérales. Afin de permettre la comparaison entre les radules du type

arctica-alpestris et *parcedentata*, je donne les figures de ces deux groupes. Elles ont été relevées en partie à la chambre claire, en partie sur des microphotographies. Le galbe de la coquille a été calqué sur



FIG. 13.
Vertigo parcedentata Br. (*zschokkei* Büt. petite forme).

des agrandissements photographiques. Les lignes d'ombre n'ont pas d'autre but que d'indiquer l'allure générale des stries d'accroissement.

Sur les 5 individus de *V. parcedentata* du Parc national (Giufplan et Punt Périf) examinés, un seul montre une petite dent pariétale, toute autre armature aperturale fait défaut. Il me paraît inutile de donner une description du *V. parcedentata* de l'Engadine, car elle est pour ainsi dire identique à celle du *V. alpestris*; seule l'armature aperturale et la radule diffèrent.

Voici les dimensions comparatives des 3 formes, en millimètres.

	Hauteur	Diamètre	Hauteur dernier tour	Hauteur ouverture
Vertigo parcedentata, Engadine,				
N° 1	1,95	1,14	1,14	0,62
N° 2	1,89	1,14	1,14	0,68
N° 3	1,95	1,14	1,14	0,68
Vertigo alpestris, Finlande :				
N° 1	1,92	1,11	1,11	0,65
N° 2	1,92	1,08	1,11	0,65
N° 3	1,95	1,08	1,08	0,65
V. parcedentata, Nernier près Genève foss. (J. FAVRE leg.)				
N° 1	1,76	1,14	1,02	0,62
N° 2	1,79	1,08	0,96	0,58
N° 3	1,82	1,08	0,99	0,62
N° 4	1,79	1,08	1,02	0,65

Bütikofer pense que son *V. zschokkei* se rapproche surtout de *V. eumicra* et de *V. genesi.* J'ai montré plus haut que la grosse forme de ce *Vertigo* pouvait, en effet, être considérée comme identique à celle de Clessin ; je crois, par contre, que l'analogie avec le *V. genesi* doit être écartée, même pour la petite forme *(V. parcedentata).* D'autre part, Schlesch (1919, I, p. 3, fig. *b*), empruntant à Clessin les figures de *V. genesi* et de *V. eumicra*, pense que ces deux Mollusques ne sont probablement que deux formes de la même espèce. Cette opinion est compréhensible si l'on s'en tient à cette figuration. Elle ne peut plus se soutenir dès qu'on a sous les yeux le type de *V. eumicra* de Clessin. Les dimensions sont complètement différentes, ainsi que le galbe et la dentition.

M. le Dr Favre a récolté dans le gisement tuffeux de Nernier, près Genève, des coquilles de *Vertigo genesi.* M. Lindholm, consulté par M. Schlesch sur cette espèce, a affirmé qu'il s'agissait de son *Vertigo genesi* var. *geyeri* (1925, p. 241). A ma connaissance, la radule de *V. genesi* n'a pas encore été figurée. Il m'est donc impossible de dire si, par ce caractère, elle se rapproche de *V. parcedentata* de l'Engadine. La forme de la coquille est sensiblement plus trapue chez *genesi*; l'ornementation et la dentition diffèrent également.

Des observations ci-dessus, je crois pouvoir tirer les conclusions systématiques suivantes:

Vertigo eumicra Bgt. = *Pupilla sterri* Voith aber. ou juv.
Vertigo eumicra Clessin = *Vertigo arctica* Wall. var. ou forma.
Vertigo zschokkei Büt. (forma major) = *Vertigo arctica* Wall. var.
Vertigo zschokkei Büt. (forma minor) = *Vertigo parcedentata* Br.
Vertigo parcedentata Braun. non var. *V. alpestris* Alder.

III. Remarques sur *Pupa alpicola* Charpentier, *Pupa halleriana* Charpentier, et *Pupa cupa* Jan.

Le professeur H. BLANC de Lausanne a bien voulu me permettre d'examiner et de photographier les types des deux premières de ces espèces conservées dans la Collection CHARPENTIER.

Beaucoup de suppositions ont été faites au sujet de ces formes et l'opinion des différents auteurs est loin d'être concordante. Je pense donc qu'il n'est pas inutile de les décrire à nouveau et un peu plus en détail.

Sous le nom de *Pupa alpicola*, il existe dans la collection CHARPENTIER trois tubes différents. Le premier contient deux exemplaires accompagnés de l'inscription suivante: « *P. alpicola* Mihi. Cat. Pl. 2, fig. 5. KÜSTER, Tab. 14, f. 3-5, nº 1. Mtg. de Giédroz, vallée de Bagnes, legi 1819. » Comme l'inscription l'indique, ce sont ces exemplaires qui ont servi à CHARPENTIER à dessiner les figures de son Catalogue (1837). Il s'agit donc bien des types de l'espèce.

Le second tube contient un seul exemplaire étiqueté « *P. alpicola* ? VENETZ (père) 1851 Antagne ». A mon avis, il s'agit certainement d'un *Pupilla sterri* Voith, espèce que CHARPENTIER ne connaissait probablement pas. Le point d'interrogation placé à la fin du nom indique bien, cependant, que cet auteur n'était pas certain de sa détermination et qu'il avait remarqué certains caractères spéciaux qui ne concordaient pas avec ceux de son *P. alpicola.*

Le troisième tube contient une série de seize coquilles de *Pupa* avec la mention « trouvé le 25 juillet 1845 par MOUSSON à l'Ermitage de Saint-Maurice ». Tous ces exemplaires sont, sans aucun doute, des *Pupilla sterri* Voith.

Les véritables *Pupa alpicola* sont donc exclusivement les deux exemplaires qui proviennent du Mont Giédroz (Giétroz) près Fionnay, vallée de Bagnes, Valais.

En comparant les figures de CHARPENTIER (1837, pl. 5, fig. 5) avec les échantillons qui ont servi de modèle, on est obligé d'admettre que le lithographe n'a su rendre qu'imparfaitement non seulement l'ornementation mais surtout le galbe qui est trop

trapu, le labre qui paraît trop tranchant et les tours séparés par une suture trop profonde. En examinant, d'autre part, la figure de Küster (1852, pl. 14, figs. 3-5) la dissemblance est encore plus frappante. Je pense qu'il s'agit d'exemplaires de *Pupa sterri* qui auraient été envoyés à Küster par Charpentier sous le nom de *Pupa alpicola*. Ceci n'a rien que de très vraisemblable puisque Charpentier a, comme nous l'avons vu plus haut, confondu les deux espèces. Jeffreys (1855, p. 28) signale le *Pupa alpicola* au Mont Tendre (Jura vaudois) à environ 1600 m. d'altitude. Cette détermination a vraisemblablement été faite par comparaison avec les *Pupa* provenant de Saint-Maurice dans la collection Charpentier (donc les *Pupa sterri*), car le *P. alpicola* ne se trouve probablement pas dans le Jura. A cette altitude, les endroits humides ou marécageux sont exceptionnels dans cette région. Par contre, j'ai trouvé à 1563 mètres aux Aiguilles de Baulmes (Jura vaudois également), sur l'arête terminale, des *Pupilla sterri*, mais dans une station, nettement xérophile.

Piaget (1913, p. 473, pl. 14, fig. 20; 1914, p. 154; 1914 *a*, p. 244; 1925, p. 93) signale *Pupilla alpicola* soit au Jura soit au Valais, en disant qu'il le considère comme synonyme de *Pupilla madida* et qu'il habite les stations xérothermiques. Or, tous les auteurs qui ont mentionné cette dernièıe espèce l'ont toujours indiquée comme nettement hygrophile, vivant dans les endroits très marécageux, ou sous des objets en partie immergés. C'est le cas pour les types de Gredler et pour les exemplaires du Parc national trouvés par Bütikofer. Je crois donc qu'il doit y avoir, de la part de Piaget, confusion entre le *Pupa sterri* et le *Pupa alpicola*, tout au moins dans une partie de ses travaux. Cependant, la figure que donne cet auteur (1913, pl. 14, fig. 20) de son *Pupa alpicola* var. *saxetana* se rapproche sensiblement du type de Charpentier, beaucoup plus que la figure donnée comme type de l'espèce[1].

Voici la figure et la description des échantillons types de Charpentier. Coquille cylindrique, obtuse au sommet, assez mince et subtransparente, de couleur cornée. Spire composée de 6 tours peu

[1] D'après une communication verbale de Piaget, il semblerait qu'il existe au Valais des intermédiaires entre *Pupa sterri*, *Pupa muscorum* et *alpicola*. J'espère pouvoir, au moyen de dlssections et par l'étude microscopique de l'épiderme, élucider cette question lorsque j'aurai pu me procurer du matériel frais.

élevés, bien convexes, ornés de stries régulières mais peu accentuées, présentant un relief à peine supérieur à celui de *P. muscorum*. Suture bien marquée. Ouverture à peu près semicirculaire, régulièrement arrondie et tronquée presque en ligne droite dans sa portion pariétale. Labre mince, un peu réfléchi. En arrière du labre, sur le dernier tour, se remarque un sillon peu profond et un bourrelet de couleur plus claire. Armature aperturale formée, chez un des deux individus, par une petite dent pariétale, l'autre échantillon en est dépourvu. Ombilic en fente, sans perforation. Entonnoir périombilical bien formé. Base du dernier tour non contractée. La taille, en millimètres, est la suivante.

	hauteur	diamètre
N° 1	3,10	1,70
N° 2	2,82	1,61

L'angle que fait le plan de l'ouverture avec l'axe est d'environ 15°.

Afin de comparer les formes de *Pupilla muscorum* et ses variétés avec le *P. alpicola*, j'ai examiné les échantillons types de *Pupa*



Fig. 14.
Pupilla alpicola Charp. (type de Giétroz).

halleriana de Charpentier et de *Pupa muscorum* var. *pratensis* de la Collection Clessin. Enfin, j'ai vu également des topotypes de *Pupa madida* récoltés par M. Geyer à Salten et les échantillons de la même espèce, provenant du Parc national (Engadine), signalés par Bütikofer. Je pense que toutes ces formes ne sont que des *P. muscorum* plus ou moins grands et trapus et à dentition aperturale variable. Il est presque impossible de faire une distinction

précise dans une série comprenant les formes ci-dessus mentionnées; tous les termes de passages existent. L'ornementation est presque identique. L'armature aperturale est essentiellement variable, parfois nulle, parfois unidentée ou bidentée. Le seul caractère réellement distinctif donné par CHARPENTIER (in. JEFFREYS) pour son *Pupa halleriana* est la présence de fines granulations visibles sur le test, à la loupe seulement. J'ai eu de la peine à comprendre ce que CHARPENTIER voulait dire; ce n'est qu'après un examen attentif que j'ai vu par transparence, plutôt à l'intérieur du test qu'à l'extérieur, et dans la région aperturale surtout, une quantité de petites granulations brillantes qui ont dû attirer l'attention de CHARPENTIER. Ces formations se retrouvent dans la plupart des coquilles de *P. muscorum*, *sterri* et *triplicata*. Elles ne sont donc pas un caractère spécifique pour *P. halleriana*.

Dans la collection CHARPENTIER, les *P. halleriana* sont contenus dans une boîte étiquetée intérieurement *Pupa cupa* Jan. et extérieurement *P. halleriana*, ce qui semble bien montrer que l'auteur n'était pas très persuadé de la valeur de son espèce. Une première désignation spécifique avait été faite sous le nom de *P. sidonensis* pour les exemplaires provenant de Sion et de Saxon.

Voici un tableau comparatif des *P. alpicola*, *halleriana*, *madida*, *muscorum* var. *pratensis* d'une part et de *Pupilla sterri* d'autre part.

	P. alpicola types	*P. halleriana* types	*P. madida* topotypes	*P. muscorum* var. *pratensis* Coll. CLESSIN	*P. sterri* Salève
Taille, hauteur mm	3,10-2,85	2,94	3,10-3,25	3,23-3,70	2,88-3,72
diamètre mm	1,70-1,61	1,74	1,74-1,86	1,74-2,01	1,55-1,75
Ornementation . . .	de *P. muscorum*	de *P. muscorum*	de *P. muscorum*	de *P. muscorum*	côtes saillantes
Ombilic . .	presque fermé	presque fermé	presque fermé	presque fermé	bien visible
Dentition . .	0-1 dent pariét.	0-1 dent pariét.	édentée	0-1 dent pariét.	0-1 par. +1 palat.

La valeur spécifique de *P. alpicola*, *halleriana*, *madida* et *muscorum* var. *pratensis* me semble donc très douteuse. Je pense que, sans

risquer de faire une grosse erreur, on peut mettre toutes ces appellations en synonymie et les considérer comme une simple variété de *P. muscorum*[1].

Cette forme n'est donc pas spécialement montagnarde; elle se rencontre dans des stations très humides: marécages, prés humides, proximité des sources, voir même sous les objets immergés.

Il resterait à élucider la synonymie établie par Boettger (1884, p. 48), de *P. sterri* Voith et *P. cupa* Jan; de nombreux auteurs l'admettent. Cependant, Geyer, dans sa faune de 1909, n'en est pas persuadé.

Voici les raisons pour lesquelles j'estime cette synonymie inexacte.

1º Dans la Collection Moricand (Muséum de Genève) se trouve un exemplaire de *Pupa cupa* provenant de Jan lui-même. Or, cette coquille ne peut pas être confondue avec un *Pupa sterri*; son galbe, son ornementation se rapprochent complètement du *Pupa muscorum*.

2º Dans la Collection Charpentier, ainsi que je l'ai dit plus haut, les exemplaires de *Pupa halleriana* sont étiquetés *Pupa cupa* à l'intérieur de la boîte et *P. halleriana* à l'extérieur. Il me semble logique d'admettre que Charpentier et Jan, étant contemporains, ont eu l'occasion de faire des échanges et que, par conséquent, Charpentier savait ce que Jan entendait par *Pupa cupa*, sinon il n'aurait pas confondu les *P. sterri* de l'Ermitage de Saint-Maurice avec ses *Pupa alpicola.*

3º Dans la Collection Bourguignat, les deux espèces sont parfaitement séparées. Les *P. cupa* proviennent du Valais et de Lombardie et les *P. sterri* de Bavière; les premiers sont lisses ou striés sur le mode *P. muscorum*, les autres sont ornés de fortes stries épidermiques souvent anastomosées; leur bouche, excentrique, est munie d'un fort bourrelet nuqual; l'ombilic est plus largement ouvert.

Si l'on accepte la distinction entre *Pupilla sterri* et *Pupilla cupa* proposée plus haut, il faudrait donc admettre que le *Pupa cupa* fait partie de la série des variétés de *P. muscorum* énumérées ci-dessus.

[1] Dans son beau travail sur *L'anatomie et la systématique des Maillots*, Steenberg (1925) a décrit les organes reproducteurs de *P. cupa*, de *P, cupa* var. *sterri* et de *P. madida*. Les différences anatomiques sont en somme si ténues qu'elle ne me semblent pas contredire les conclusions systématiques indiquées ci-dessus.

Nous aurions donc la synonymie suivante:

Pupilla muscorum var. *cupa* Jan.

Synonymes: *Pupa alpicola* Charp.
Pupa halleriana Charp.
Pupa madida Gredler.
Pupa muscorum var. *pratensis* Clessin.

INDEX DES TRAVAUX CITÉS

1884. Boettger, O. und Simon, H. *Naturwissenschaftliche Streifzüge in den Cottischen Alpen.* Nachr. Blatt d. deutsch. mal. Gesell., Bd. 16.

1862. Bourguignat, J. R. *Malacologie du Lac des Quatre-Cantons.* Paris.

1920. Bütikofer, E. *Die Molluskenfauna des schweizerischen Nationalparks.* Denkschr. d. schweiz. naturf. Gesell., Bd. 45, Abh. 1.

1878. Clessin, S. *Einige hochalpine Mollusken.* Malakozool. Blätter, Bd. 25.

1887. — *Molluskenfauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz.* Nürnberg.

1837. Charpentier (de). J. *Catalogue des Mollusques terrestres et fluviatiles de la Suisse.* Nouveaux Mém. Soc. helvét. Sc. nat., vol. 1.

1909. Geyer, D. *Unsere Land und Süsswasser Mollusken.* 2. Auflage, Stuttgart.

1917. — *Die Mollusken des schwäbischen Lösses in Vergangenheit und Gegenwart.* Jahresheft d. Ver. f. Vaterl. Naturk. Würtemberg. Bd. 73.

1855. Jeffreys, Gw. J. *Notes on Swiss Mollusca.* Ann. Mag. of Nat. Hist., (2) vol. 15.

1852. Küster, H. C. *Die Gattungen Pupa, Megaspira, Balea und Tornatellima.* In: Martini und Chemnitz. *Syst. Conchyliencab.* Bd. 1, Abt. 15.

1899. Kobelt, W. *Iconographie der Land- und Süsswasser-Mollusken.* Bd. 15 (neue Folge, Bd. 8).

1925. Lindholm, W. A. *Studien an palaearktischen Vertigo-Arten.* Archiv f. Molluskenkunde, Bd. 57.

1926. — *Zur Nomenklatur einiger palaärktischen Landschnecken.* Archiv f. Molluskenkunde, Bd. 58.

1920-1921. Pilsbry, H. A. *Manual of Conchology.* Ser. 2, vol. 26, Philadelphie.

1922-1926. — *Manual of Conchology.* Ser. 2, vol. 27. Philadelphie.

1913. Piaget, J. *Malacologie alpestre.* Rev. suisse Zool., vol. 21.

1914. — *Note sur les Mollusques des sommets jurassiens.* Feuilles jeunes Naturalistes, vol. 44, N° 525-528.

1915. — *Revision de quelques Mollusques glaciaires du Musée d'Histoire naturelle de Berne.* Mitteil. d. Naturf. Gesell. Bern, aus dem Jahre 1914.

1925. — *Malacologie valaisanne.* Bull. Soc. Murithienne, Fasc. 32.

1919. Schlesch, H. *Notes on arctic-alpine Mollusca.* Hull Museum Publications No. 116. Et dans Naturalist London, 1919. Jan. 1.

1917. Soos, L. *Anatomie der ungarischen Pulmonaten.* Ann. Hist. nat. Musei nationalis Hungarici, vol. 15, 1re partie.

1924. Soos et Schlesch. *Notes on some arctic Mollusca from Greenland.* Ann. Hist. nat. Musei nationalis Hungarici, vol. 21.

1915. Wagner, A. *Anatomie und Systematik des Stylommatophoren.* Denksch. d. kaiserl. Akad. d. Wissensch. math. naturw. Klasse, Wien, Bd. 91.

Vol. 33, nº 18. — Juillet 1926.

Note sur un Chalcidien à développement polyembryonique

par

Ch. FERRIÈRE

Dr ès Sciences

Avec 9 figures dans le texte.

Dans certains endroits secs de l'Engadine, sur des pentes rocailleuses à terrain calcaire, poussent en abondance des Ombellifères, des *Laserpitium siler*, dont les grandes ombelles convexes attirent toutes sortes d'Hyménoptères, surtout des Ichneumonides. Cette Ombellifère semble être en rapport étroit avec la nature du terrain, car elle est très localisée. Pendant nos recherches de plusieurs étés sur les Hyménoptères de la Basse-Engadine et du Parc National Suisse, nous n'avons observé cette plante que dans deux endroits: dans les pierriers qui se trouvent au nord du village de Scanfs et sur de petites pentes rocailleuses au-dessus de Schuls.

Lorsqu'on examine ces *Laserpitium*, on est frappé par le nombre de feuilles agglomérées, formant des sortes de fourreaux dans lesquels se trouve une chenille de Microlépidoptère. C'est celle d'une Gelechiide, la *Depressaria alpigenella* Frey. Découverte en 1870 par Pfaffenzeller, dans la Haute-Engadine, près de Samaden, elle semble très abondante dans l'Engadine, partout où pousse le *Laserpitium siler*. D'autre part, le Dr Müller-Rutz l'a encore trouvée près de Vättis dans les Grisons et dans les montagnes d'Appenzell, et le Dr Thomann l'a observée près de Malans, aussi dans les Grisons. Cette espèce n'a donc été signalée jusqu'ici que dans la Suisse orientale, mais Frey-Gessner a cependant découvert à l'autre bout de la Suisse, sur le Salève, près de Genève, une variété plus petite et plus foncée, vivant aussi sur le *Laserpitium siler*.

Les chenilles de la *Depressaria alpigenella* sont très parasitées; chaque fois que nous avons eu l'occasion de les examiner, nous

avons trouvé une forte proportion d'entr'elles mortes, desséchées, au corps distendu, d'où sortirent quelques jours plus tard de nombreux petits parasites. PFAFFENZELLER disait déjà à propos de cette Depressaria: « J'ai élevé cette espèce depuis de nombreuses années, aussi souvent que je venais dans l'Engadine, mais n'obtenais toujours que peu de Papillons, presque toutes les chenilles étant chaque fois parasitées. » MÜLLER-RUTZ dit de même: « Elle est très attaquée par les parasites, de sorte qu'une petite partie des chenilles seulement donne des Papillons. »

Ces petits parasites, que nous avons obtenus en grand nombre, sont des Chalcidiens de la sous-famille des Encyrtides; malgré leur extrême abondance, ils sont encore peu connus, et n'avaient, sauf erreur, jamais été déterminés. Ils rentrent dans le genre *Litomastix* et sont des *L. kriechbaumeri* Mayr [1].

MAYR (1875) a décrit son espèce d'après des individus obtenus de *Depressaria arenella*. Elle ne semble pas avoir été mentionnée depuis lors; mais, dans la « liste des éclosions d'Insectes observées par GIRAUD », liste publiée par LABOULBÈNE (1877), on trouve deux *Encyrtus* obtenus de « *Tortrix* sur *Laserpitium* ». Le premier, l'*Encyrtus longicornis* Dalm. est certainement mal déterminé, car cette espèce rentre dans le genre *Ericydnus* Walker, dont les représentants sont parasites de Cochenilles. La deuxième espèce, *Encyrtus truncatellus* Dalm. est un *Litomastix*; nous avons pu la retrouver dans la collection GIRAUD au Museum d'histoire naturelle de Paris, où plusieurs individus étaient piqués à côté des corps desséchés de chenilles portant une étiquette de la main de GIRAUD: « *Tortrix* sur *Laserpitium*, Kinthal, 28 juin ». Kienthal se trouve dans l'Oberland bernois et les chenilles ont la forme caractéristique des chenilles parasitées de *Depressaria*. Quant aux parasites, la détermination de GIRAUD n'est pas tout à fait exacte: ce sont des *Litomastix kriechbaumeri* Mayr comme les nôtres. D'autres individus de GIRAUD obtenus de *Plusia moneta* sont bien, par contre, des *L. truncatellus* Dalm.

[1] Cette espèce est très voisine du *L. hartmanni* Mayr. La structure réticulée du scutellum est en effet plus ou moins variable chez nos individus et prend souvent un aspect plutôt allongé, surtout vers le milieu du scutellum. Mais M. R. G. MERCET, à Madrid, le spécialiste bien connu des Encyrtides, auquel nous avons soumis quelques exemplaires, les identifie nettement au *L. kriechbaumeri*, à cause du sillon longitudinal bien marqué à la base du scutellum. Nous le remercions ici de l'amabilité avec laquelle il nous a répondu.

Le *Litomastix kriechbaumeri* est probablement répandu dans toutes les régions alpines, où il parasite les chenilles de diverses espèces de *Depressaria.* Comme cette espèce n'a jamais été figurée, nous en donnons ici quelques dessins. Caractéristiques pour l'espèce sont surtout la forme du premier article du funicule des antennes, qui est un peu plus long que large, et la structure réticulée du scutellum avec un sillon longitudinal à la base (fig. 1-2).

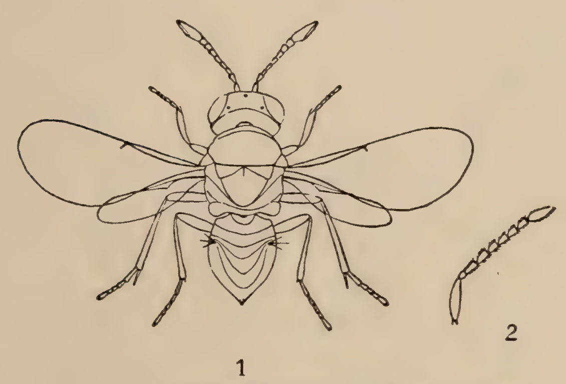


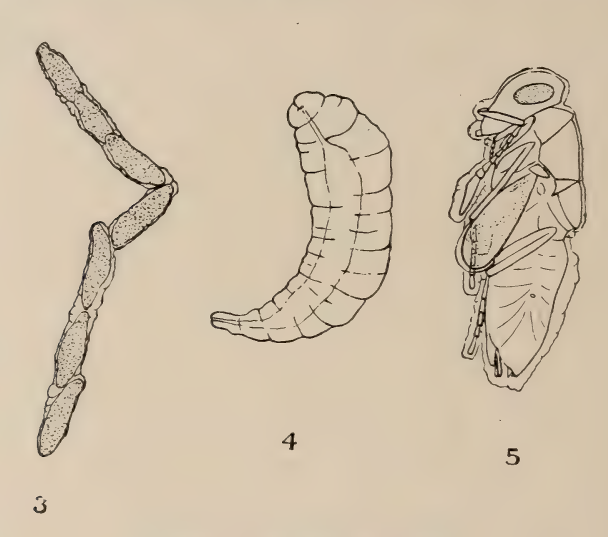
Fig. 1. — *Litomastix kriechbaumeri* Mayr. Femelle. (Gross. × 18).
Fig. 2. — Antenne du mâle. (Gross. × 18).

Le développement de notre espèce, comme celui de toutes les espèces connues de *Litomastix*, se fait par polyembryonie. Depuis les remarquables recherches de Marchal et de Silvestri, ce mode de développement a été constaté chez diverses espèces de Chalcidiens Encyrtides des genres *Ageniaspis*, *Copidosoma* et *Litomastix*.

Nous n'avons pu, faute de temps, entreprendre de nouvelles recherches embryologiques, mais nous avons disséqué plusieurs chenilles de *Depressaria* et avons pu observer des chaînes embryonnaires, contenant déjà des jeunes larves (fig. 3). Lorsque les larves sont plus âgées, elles se rassemblent en paquet et se trouvent alors amoncelées à l'arrière du corps de la chenille, près de la base des tubes de Malpighi, ou bien, plus rarement, à l'avant du corps, juste derrière la tête. Plusieurs chenilles contenaient même deux paquets distincts de larves, l'un dans le thorax, l'autre vers le bout de l'abdomen; ces larves provenaient probablement de deux pontes différentes. Elles sont, à ce moment encore, tellement unies entr'elles,

que l'on peut facilement, en en saisissant une, extraire le paquet entier sans en perdre une seule. Quand elles ont atteint leur taille définitive (fig. 4) les larves sont alors tout à fait libres dans le corps de la chenille et se répandent de tous côtés lorsqu'on ouvre celle-ci.

Les chenilles parasitées, encore vivantes, se reconnaissent à leur taille un peu plus grande et plus épaisse que les chenilles normales; elles sont aussi beaucoup moins agiles que les autres. Elles ne tardent



Litomastix kriechbaumeri Mayr.

Fig. 3. — Chaîne de jeunes larves. (Gross. × 24).
Fig. 4. — Grande larve. (» »).
Fig. 5. — Chrysalide. (» »).

pas, du reste, à être dévorées intérieurement et il n'en reste bientôt que la peau distendue et desséchée, sous laquelle les larves parasites se transforment en chrysalide (fig. 5).

Chaque chrysalide est isolée dans une petite loge aux parois minces et droites. Ces loges nymphales sont, ici, beaucoup plus régulières que celles que l'on observe chez l'*Ageniaspis fuscicollis* parasite des Hyponomeutes ou chez le *Litomastix truncatellus* parasite des *Plusia*. Elles sont toutes placées longitudinalement au corps de la chenille et plus ou moins parallèles entr'elles; leur pourtour, au lieu d'être arrondi, est nettement anguleux et la che-

nille morte est moins déformée (fig. 6). En coupe longitudinale, on peut voir que les parois de ces loges sont formées de lamelles très minces, faites probablement d'une sécrétion de la larve. La chrysalide ne remplit pas la loge et est orientée avec la tête dirigée tantôt vers l'avant tantôt vers l'arrière de la chenille (fig. 7).

A mesure que les chrysalides deviennent plus foncées, le corps desséché de la chenille devient aussi de plus en plus noir, et l'on peut ainsi reconnaître l'éclosion prochaine des parasites. Ceux-ci éclosent généralement tous le même jour; rarement quelques individus

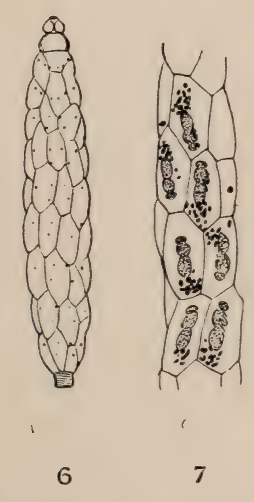


Fig. 6. — Chenille desséchée de *Depressaria* remplie de cocons de *Litomastix* (Gross. × 2,6).

Fig. 7. — Coupe longitudinale de chenille desséchée, avec chrysalides du parasite. (Gross. × 4,6).

paraissent le lendemain. Provenant d'un même œuf et étant placés dans les mêmes conditions de vie, ils doivent se développer avec la même rapidité.

Quel est le nombre des individus qui sortent d'une seule chenille ? Nous savons que chez l'*Ageniaspis fuscicollis* parasite d'*Hyponomeuta*, ce nombre est d'une centaine, chez l'*Ageniaspis fuscicollis praysincola* parasite de *Prays oleellus* d'une douzaine, chez le *Copidosoma buyssoni* dans le *Coleophora stefanii* entre 40 et 120 et chez le *Litomastix truncatellus*, dans *Plusia*, d'un millier. Chez notre *Litomastix kriechbaumeri*, le nombre des éclosions a varié entre

21 et 120, avec une moyenne de 66. Le plus grand nombre des éclosions a cependant été entre 50 et 70, ce qui est sans doute la moyenne des individus qui se développent d'un seul œuf. Nous avons vu, en effet, que les chenilles contenaient parfois deux paquets de larves, et l'on peut admettre que lorsqu'il sort plus de 70 individus d'une chenille, ceux-ci proviennent le plus souvent de deux œufs pondus séparément.

Tous les individus d'une même éclosion ont toujours été du même sexe. Mais il faut remarquer que nos éclosions n'ont toujours donné que des femelles. Les mâles semblent être excessivement rares, car, bien que nous ayons élevé ce parasite pendant 4 étés, nous n'en avons obtenu qu'une seule fois quelques individus d'un fragment de chenille récolté en 1916. Toutes les autres éclosions obtenues de 1916 à 1922 — nous avons examiné plus de 2000 individus — étaient composées uniquement de femelles. MAYR et RATZEBURG ont aussi signalé la rareté ou l'absence de mâles chez quelques espèces de *Litomastix* et de *Copidosoma*. Par contre, d'autres espèces produisent les deux sexes à peu près dans les mêmes proportions. Les recherches de BUGNION, MARCHAL et SILVESTRI ont conduit à admettre que chez les Encyrtides polyembryoniques, comme chez d'autres Chalcidiens, les œufs non fécondés donnent naissance à des mâles. LEIBY (1922), qui a fait aux Etats-Unis une étude intéressante sur le *Copidosoma gelechiae* How., a de même observé dans ses élevages que les femelles parthénogénétiques n'ont toujours que des descendants mâles, tandis que les femelles fécondées produisent des femelles et plus rarement aussi des mâles. Faut-il admettre que chez notre *Litomastix* les femelles peuvent donner naissance à d'autres femelles par parthénogénèse ? Ou bien les quelques mâles qui paraissent, suffisent-ils pour trouver et féconder chacun un grand nombre de femelles ?

L'époque de l'année ne semble pas non plus avoir d'influence sur l'apparition des mâles. Nous avons, en effet, obtenu des éclosions à divers moments de l'été avec les mêmes résultats. La période d'éclosion du parasite s'étend sur plusieurs semaines et semble être en rapport avec celle de son hôte. FREY indique que l'éclosion de la *Depressaria* a lieu vers le commencement d'août; MÜLLER-RUTZ dit que les Papillons volent depuis le mois d'août; nous avons obtenu des *Depressaria* en 1920 les 25 et 26 juillet. Cependant, on trouve pendant tout l'été, dans les plantes de *Laser-*

pitium des chenilles vivantes ou parasitées, et nos éclosions de parasites ont eu lieu aux époques suivantes.

Année	Récolte chenilles parasitées	Eclosion des parasites
1916	le 11 août	début de septembre
1919	le 6 août	17-23 août
1920	le 10 juillet	28 juillet-5 août
1922	le 27-28 juin	début de juillet

La période d'éclosion, variable sans doute suivant les années, s'étend ainsi du commencement de juillet au début de septembre.

En constatant l'extrême abondance de ces parasites et la longue période pendant laquelle ils apparaissent, on est étonné que la *Depressaria* puisse subsister, se maintenir d'année en année, et se multiplier même en si grand nombre dans les endroits restreints où pousse le *Laserpitium siler.* Il est probable que beaucoup d'œufs du Papillon échappent à la recherche des Chalcidiens et que la plupart des parasites périssent sans avoir pu effectuer leur ponte.

Tout d'abord, les Encyrtides semblent être plus sensibles que leurs hôtes aux intempéries, surtout aux retours de froid si fréquents dans l'Engadine pendant l'été dès qu'il se met à pleuvoir. En 1925, les premiers jours d'août avaient été pluvieux et très froids; il avait neigé très bas sur les montagnes lorsque, le 3 août, je passai à Schuls et allai récolter, malgré la pluie, quelques chenilles parasitées de *Depressaria alpigenella.* D'une douzaine de chenilles desséchées trouvées alors, pas un seul parasite ne sortit, mais toutes les chrysalides étaient mortes, tuées sans doute par le froid.

Le *Litomastix* est de plus attaqué lui-même par des hyperparasites, il est vrai peu fréquents, mais qui peuvent jouer un rôle dans la limitation de sa multiplication. Nous en avons obtenu deux espèces différentes.

Le principal est un *Tetrastichus* qu'il ne nous a pas été possible d'identifier exactement à une espèce déjà connue. Il a cependant déjà été mentionné par Giraud sous le nom de *Tetrastichus encyrti* dans la liste publiée par Laboulbène (1877), mais n'a, je crois, jamais été décrit. Bien que le nombre d'espèces de *Tetrastichus* soit déjà très grand, nous croyons que notre espèce est assez caractéris-

tique pour mériter une description détaillée. Nous avons pu en observer un assez grand nombre, mâles et femelles, sortis des loges nymphales du *Litomastix.* Plusieurs larves se trouvaient encore dans des chenilles desséchées à côté des dépouilles vides des nymphes de *Litomastix;* dans d'autres loges, on pouvait trouver les chrysalides de l'hyperparasite. Nous en donnons ici quelques dessins (fig. 8 et 9) et une description de l'espèce.

Tetrastichus encyrti n. sp. (Giraud sine descr.). Fig. 8 et 9.

♀. Tête petite, vertex étroit; antennes courtes, scape n'atteignant



Fig. 8. — *Tetrastichus encyrti* (Giraud). Femelle. (Gross. × 17).
Fig. 9. — Antenne du mâle. (Gross. × 22).

pas l'ocelle antérieur, pédicelle court, conique, un peu plus long que large, les articles du flagelle un peu plus allongés, surtout le premier qui est presque deux fois plus long que large, massue ovale. plus courte que les deux articles précédents réunis. Sillon médian du mésonotum et les sillons longitudinaux du scutellum bien marqués. Segment médian court, lisse. Ailes grandes, larges, dépassant au repos le bout de l'abdomen; nervure submarginale avec deux ou trois cils au-dessus, nervure marginale jaune, stigma légèrement élargi au bout. Abdomen allongé, plus long que la tête et le thorax réunis, pointu, comprimé et caréné au bout, la tarière un peu proéminente.

Couleur verdâtre, légèrement cuivrée sur le dos du thorax et la base de l'abdomen, plus bleuâtre sur la tête, les côtés du thorax et l'abdomen; antennes brunes, tegulae foncés; pattes avec hanches

et fémurs bleuâtres métalliques, tibias médians et postérieurs et bout des tarses bruns, extrémités des fémurs, base et bout des tibias, les tibias antérieurs tout entiers et les deux premiers articles des tarses jaune clair.

Longueur: 1^{mm},8 à 2^{mm}.

♂ Antennes un peu plus longues; pédicelle court, premier article du flagelle un peu plus long que large, les suivants environ deux fois plus longs que larges, massue mince, de trois articles, un peu plus courte que les deux articles précédents réunis. Les quatre articles du flagelle et le premier article de la massue sont munis d'un anneau de longs cils rigides, plus longs que les articles qui les portent. Abdomen court, ovale. Couleur plus bleuâtre; à part cela semblable à la femelle.

Longueur: 1,^{mm}7.

Cette espèce est très voisine et pourrait être identifiée au *Tetrastichus vinulae* (Ratz.) Thoms. D'après Kurdjumov (1913), le *T. vinulae* Thoms. diffère du *T. vinulae* Ratz. par la coloration plus foncée des tibias postérieurs et par la forme plus allongée et plus comprimée de l'abdomen; l'auteur russe identifie l'espèce de Ratzeburg au *T. rapo* Walk. et donne à l'espèce de Thomson le nom de *T. tibialis* Kurdj. (nom. nov.). En nous basant sur le fait que la description de Thomson est courte et incomplète et que la coloration des pattes postérieures et la longueur de l'abdomen sont variables chez les *T. rapo*, nous avions, dans une note précédente (1925), repoussé les conclusions de Kurdjumov et mis *T. tibialis* en synonymie de *T. rapo*.

Nos parasites d'Encyrtides diffèrent nettement des *T. rapo* Walk., non seulement par la coloration des tibias postérieurs dont les extrémités seules sont claires, et par la forme plus allongée et plus pointue de l'abdomen, mais aussi par la forme des antennes: celles-ci ont, en particulier chez la ♀, les articles du flagelle plus allongés, surtout le premier, et chez le ♂ les cils plus longs et plus régulièrement arrangés.

Bien que, suivant la table de détermination de Kurdjumov, notre espèce puisse être le *T. tibialis* Kurdj. (= *vinulae* Thoms), nous préférons lui laisser le nom qui lui a été donné en premier lieu par Giraud, le nom *tibialis* n'ayant été accompagné d'aucune description et l'identité n'étant pas absolument certaine.

Notre espèce se rapproche aussi, par sa couleur bleuâtre, du *T. pospjelovi* Kurdj., qui a été obtenu en Russie des nymphes

d'*Hyponomeuta malinella* et d'*Anthonomus pomorum*. Elle en diffère cependant nettement par les rapports de longueur des articles des antennes et par la longueur des cils des antennes du mâle.

Elle est plus voisine encore, semble-t-il, du *T. brevicornis* Nees, en particulier par la forme de l'abdomen de la ♀, et par la présence de longs cils réguliers sur les antennes du ♂. Elle s'en distingue surtout par l'absence de taches jaunes sur les côtés du thorax et par la coloration plus foncée des pattes.

L'autre parasite de notre *Litomastix* est un *Pteromalus*, dont nous n'avons obtenu que deux exemplaires éclos en août 1919. Il ne nous est pas possible de déterminer exactement cette espèce, dont nous n'avons qu'un mâle et une femelle; cependant nous croyons qu'il s'agit de *Pteromalus variabilis* Ratz. ou d'une espèce très voisine. Les rapports de longueur des articles des antennes et des nervures des ailes, ainsi que la forme pointue de l'abdomen de la femelle sont semblables; mais la taille est plus petite et la coloration de l'abdomen un peu plus claire.

A côté de ces hyperparasites, notre *Litomastix* a encore des superparasites, c'est-à-dire d'autres parasites de la *Depressaria alpigenella*, dont le premier surtout peut arriver à empêcher son développement.

On trouve, en effet, contre la chenille de *Depressaria*, dans les paquets de feuilles, de petites larves blanches qui la sucent extérieurement. Ce sont celles d'un ectoparasite, l'*Eulophus pectinicornis* L. Lorsque ces larves sont grandes, elles abandonnent l'une après l'autre le corps vidé et mort de la chenille et vont, près de là, se changer en chrysalides noires, toujours fixées par le dos contre une feuille. Nous avons élevé plusieurs de ces larves et avons fait de curieuses observations sur des éclosions retardées. Des larves, récoltées le 6 août 1919 étaient toutes chrysalidées le 11 août, collées par le dos contre les parois des tubes de verre. Entre le 12 et le 18 août, quelques éclosions se produisirent, puis plus rien ne bougea; je croyais les autres chrysalides mortes, car elles passèrent l'hiver entier dans une chambre froide, lorsque plusieurs *Eulophus* en sortirent les 11 et 12 mai 1920, soit 9 mois plus tard. Il est probable que, lorsqu'une chenille est à la fois sucée extérieurement par les larves d'*Eulophus* et parasitée intérieurement par celles de *Litomastix*, ces dernières finissent par périr avec leur hôte.

Près d'une autre chenille morte de *Depressaria*, je trouvai une

fois un petit cocon blanc, ovale, d'où sortit, le 15 août, une femelle de *Pezomachus instabilis* Först., Ichneumonide aptère. On sait que cette espèce, comme d'autres *Pezomachus*, est généralement parasite des larves de Microgasterides; il est donc probable que nous avons affaire ici à un hyperparasite et que le cocon blanc était celui d'un *Microgaster* solitaire parasite de la *Depressaria*.

Citons encore parmi les ennemis du Microlépidoptère un Ichneumonide parasite dans les chrysalides, le *Phaeogenes planifrons* Wesm., que nous avons aussi obtenu en août. Cette espèce attaque diverses Tortricides, mais, étant toujours parasite des chrysalides, elle n'a aucun rapport biologique avec le développement des *Litomastix*.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1844. Ratzeburg, J. T. *Die Ichneumonen der Forstinsekten.* Berlin. *(Entedon vinulae*, p. 169.)

1870. Pfaffenzeller, F. *Neue Tineinen*, Entomolog. Zeitung, Stettin, Jahrg. 31, p. 320.
(Depressaria sileris Pfaff. = *D. alpigena* Frey.)

1875. Mayr, G. *Die europäischen Encyrtiden.* Verh. k. k. zool. bot. Ges. Wien, Bd. 25, p. 632-778.
(Litomastix kriechbaumeri, p. 734.)

1877. Laboulbène, A. *Liste des éclosions d'Insectes observées par le Dr J. E. Giraud.* Ann. Soc. Ent. France, 5me Série, tome 7, p. 397-436.

1878. Thomson, C. G. *Hymenoptera scandinaviae*, tome 5. Lund.
(Tetrastichus vinulae, p. 290.)

1891. Bugnion, Ed. *Recherches sur le développement postembryonnaire, l'anatomie et les mœurs de l'Encyrtus fuscicollis.* Recueil zool. suisse, tome 5, p. 435-534.

1904. Marchal, P. *Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. I. La polyembryonie spécifique ou germinogonie.* Arch. Zool. exp. et gén., (Sér. 4) tome 2, p. 257-335.

1907. Silvestri, F. *Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. I. Biologia del Litomastix truncatellus Dalm.* Boll. Labor. Zool. gen. e agr., Portici, Vol. 1, p. 17-64.

1908. — *II. Sviluppo dell' Ageniaspis fuscicollis Dalm.* Ibid., Vol. 3, p. 29-53.

1910. — *Notizie preliminari sullo sviluppo del Copidosoma buyssoni Mayr.* Monit. zool. ital., Anno 21, p. 296-298.

1913. Kurdjumov, N. *Notes on Tetrastichini (Hym. Chalc.)* Revue russe d'Entomologie, Vol. 13, p. 243-256.

1914. Vorbrodt, K. et Müller-Rutz, J. *Die Schmetterlinge der Schweiz.* Band 2, Bern.
(Depressaria alpigena, p. 461.)

1922. Leiby, R. W. *The polyembryonic development of Copidosoma gelechiae with notes on its biology.* Journ. of Morphology, Vol. 37, p. 195-250.

1925. Ferrière, Ch. et Faure, J. C. *Contribution à l'étude des Chalcidiens parasites de l'Apanteles glomeratus L.* Ann. des Epiphyties, Vol. 11, p. 221-234.

Vol. 33, n° 19. — Juillet 1926.

Nouvelles notes sur les Camponotus

par le

Dr F. SANTSCHI

Avec 3 figures dans le texte.

Dans son important catalogue des *Formicinae* du *Genera Insectorum*, mon regretté collègue M. le Professeur C. Emery a établi sous la rubrique du sous-genre *Myrmamblys* Forel, six groupes de Fourmis qui méritent une revision. Non seulement il y a diversité plus ou moins importante entre ces groupes, mais certains présentent individuellement des éléments si disparates que des sections nouvelles s'imposent. On met volontiers dans le sous-genre *Myrmamblys* Forel tout ce qui ne peut pas se classer facilement ailleurs. Essayons d'en sortir des groupements plus naturels.

Nous détacherons d'abord de ces six groupes le troisième, sous le nom de s.-g. *Myrmotemnus* Emery, puis le s.-g. *Myrmespera* Sants. qui correspond surtout au quatrième groupe, tandis que le sixième donne surtout le s.-g. *Myrmopelta* Sants. et le s.-g. *Myrmacrhaphe* n. s.-g. Enfin, plusieurs espèces du cinquième groupe se rapportent à des sous-genres déjà connus, ce que nous verrons en détail plus loin.

Ainsi réduit aux groupes 1, 2 et à quelques éléments des 5me et 6me groupes, le s.-g. *Myrmamblys* est bien plus homogène et se rapproche beaucoup du s.-g. *Myrmentoma* (Forel) Emery emend., avec des formes de transition. Or, c'est surtout sur un caractère céphalique, la tronquature plus ou moins accusée de la tête du soldat ou de l'ouvrière major, que s'est basé Emery pour séparer ces deux coupes. De son côté, Forel avait donné plus de valeur aux caractères tirés du thorax. C'est sur ceux-ci qu'il avait créé le s.-g. *Myrmentoma*, auquel Emery a joint les *Camponotus* du groupe *caryae* (A. Fitsch), en dépit de leur dos thoracique continu (au lieu d'avoir la forte échancrure métanotale des autres espèces), et parce que de part et d'autre il a une grande analogie dans la forme de la tête.

Dans la règle, ce sont les caractères les plus importants, soit les plus phylogénétiquement anciens, qui devraient déterminer les

grandes coupes, afin qu'elles aient le plus possible un sens familial naturel; il serait donc utile de rechercher lequel, du caractère céphalique ou thoracique, mérite la priorité.

Bien qu'une solution définitive ne soit pas encore permise, j'essaierai d'en indiquer quelques éléments. C'est, je pense, la raison qui a engagé Emery à se contenter de caractères pratiques, facilitant la détermination de certaines de ses coupes, au lieu de signes phylogéniques plus naturels, mais peut-être moins saillants.

Je ne sais si la cause de la structure thoracique de certains *Camponotus* a été définie. Pour ma part, je ne saurais l'envisager que fort hypothétiquement, n'ayant porté que tardivement mon attention sur ce point. Comme cette structure, plus ou moins importante, intéresse surtout le métanotum, dont elle indique une réduction, on peut supposer qu'il y a corrélation avec l'adjonction de l'épinotum au thorax, ce qui indiquerait une très ancienne prédisposition dont la déterminante biologique nous échappe actuellement. Est-elle due à des mœurs ancestrales de l'adulte ou à un phénomène ontologique évoluant pendant la nymphose ? Il n'y a guère actuellement que le *Camponotus (Myrmopytia) imitator* Forel, dont l'étranglement thoracique, ou plutôt son exagération, puisse être attribué à une cause appréciable, telle que le mimétisme. Or, comme on retrouve cette disposition chez des genres appartenant à toutes les sous-familles des Formicides, elle parle autant pour son ancienneté que pour un fait de convergence. Cependant, certain *Myrmamblys*, sens. Emery, présentent plus de caractères thoraciques communs avec les sous-genres de *Camponotus* géographiquement voisins qu'avec d'autres *Myrmamblys* de régions éloignées, ce qui indique, pour ceux-là une plus grande parenté. D'autre part, comme ce caractère s'étend sur les ouvrières de toutes les tailles, il devient plus précieux pour la détermination des individus isolés que lorsque la distinction ne peut être basée que sur une seule caste d'ouvrières.

Quant au caractère céphalique il est plus aisé d'en démontrer la valeur. Il apparaît clairement comme un fait acquis par l'adaptation plus ou moins réussie de la tête des grandes ouvrières à la fonction de portier, adaptation qui acquiert la perfection chez certains *Colobopsis* et chez les *Hypercolobopsis*. Lorsque la femelle fondatrice mine son nid dans le bois, elle ne peut en clore l'entrée que par des matériaux friables, faciles à enlever et elle doit com-

penser cette vulnérabilité par la présentation de sa tête. Celle-ci tend alors à épouser le plus exactement possible la forme cylindrique du conduit. Comme, plus tard, ce sont les plus grandes ouvrières, les plus fortes, qui se trouvent les plus aptes à la défense du nid, c'est sur elles que se porte l'adaptation acquise par la reine. Il résulte de cela que ce sont les petites ouvrières qui conservent le plus fidèlement la figure ancestrale. Ainsi se comprend ce que j'ai dit plus haut sur la parenté des espèces géographiquement voisines. Cela montre que le caractère céphalique, apparaissant chez des groupes divers tels, par exemple, qu'ils sont présentés dans la classification d'Emery, constitue seulement un phénomène de convergence. L'examen détaillé de quelques espèces de son cinquième groupe le prouve également. La tronquature de la tête a donc une moindre importance en systématique que la forme du thorax.

Camponotus (Myrmotrema) confluens (Forel) Emery (1920).
Syn. *C. (Myrmamblys) confluens* Forel (1913) Emery (1925).

Tous les caractères de sculpture, pilosité, bande glabre sur le gastre, couleur, forme, font de cette espèce un vrai *Myrmotrema*; la tête de la grande ouvrière est seule plus tronquée que ce n'est le cas dans ce sous-genre. A la liste des variétés de cette espèce, donnée dans le *Genera Insectorum,* il faut ajouter la var. *trematogaster* Sants. (1915), Ann. Soc. Ent. France, LXXXIV, p. 26, qui a été omise.

Camponotus (Myrmotrema) aequitas Santschi.
Syn. *C. (Myrmamblys) aequitas* Santschi (1920) Emery (1925).
C. (Myrmosphinctus) aequitas Santschi (1921).

Ce petit *Camponotus* doit aussi se classer dans le s.-g. *Myrmotrema.* Les fossettes, bien que peu profondes, sont nombreuses et bien visibles. L'épistome rectangulaire n'a, comme chez les autres *Myrmotrema*, pas trace d'impression au bord antérieur. Les poils de l'épinotum et de l'écaille sont épais et tronqués comme dans l'espèce précédente et les autres espèces du sous-genre. Seule l'échancrure devant l'épinotum fait penser que *C. aequitas* a quelque affinité avec le sous-genre voisin *Myrmisolepis.*

Les *Camponotus (Myrmotrema) orthodoxus* et *haereticus* Sants. ont la tête presque aussi nettement tronquée que les deux espèces ci-dessus, et les relient aux autres espèces du sous-genre.

Camponotus (Myrmoturba) agonius Sants. var. *chapini* Wheeler. Syn. *C. (Myrmamblys) chapini* Wheeler (1922).

La tête de la grande ouvrière n'est nullement subtronquée devant, au contraire. Son épistome est plus ou moins caréné, trapézoïdal et pourvu d'un lobe transversal net quoique court. Cette forme est très voisine de *C. roubaudi* Sants. et se rapproche de *natalensis* Sm. Quant à la petite ouvrière, elle rappelle certainement celle de certaines espèces du cinquième groupe d'Emery.

Le *Camponotus favorabilis*, que j'ai classé dans le sous-genre *Myrmosaga* Forel en raison de son épinotum en selle, est considéré comme *Myrmamblys* par Emery. Pourtant, la grande ouvrière est encore inconnue et, en attendant qu'on la connaisse, je pense bien faire en la laissant au sous-genre *Myrmosaga* (réuni au *Mayria* dans le catalogue des *Formicinae)*. Il en est de même du *C. klugi* Emery.

Le *Camponotus (Myrmamblys) lilianae* Forel a une ouvrière minor allongée, à thorax bas, la tête rétrécie derrière, l'épistome caréné, à bord antérieur arrondi, l'écaille épaisse, ce qui indique une relation de cette espèce avec le s.-g. *Myrmoxygenys* lequel, comme on le verra plus loin, a de réelles affinités avec les autres sous-genres africains *Myrmopsamma*, *Myrmespera* et *Paramyrmamblys*.

Le *Camponotus simus* Em. a une tête aussi obtuse chez la petite ouvrière que chez la grande, pas très différenciée, et l'épistome est de part et d'autre trapézoïdal, sans impression au bord antérieur. Il a même un léger lobe chez la femelle, ce qui rappelle le s.-g. *Myrmoturba*. Du reste, la pilosité et l'épinotum élargi en font une forme assez aberrante au milieu des autres espèces du cinquième groupe.

On pourrait, du reste, multiplier les exemples d'ouvrière minor de *Myrmamblys*, comme de *Colobopsis*, portant les caractères de *Camponotus* d'autres sous-genres mais des mêmes régions. C'est ainsi que les *Colobopsis* du groupe *conicus* ont un épinotum accuminé comme chez les *Myrmogonia*, etc.

Il ressort de ces faits que le sous-genre *Myrmamblys* (Forel) Emery emend., basé sur la troncature plus ou moins accusée de la tête, est loin d'être une coupe naturelle et que sa revision est dési-

rable. C'est comme un essai de cette revision que doit être considéré le présent travail, le matériel nécessaire pour une mise au point définitive n'étant pas encore disponible. Il reste donc un certain nombre de formes dont la classification demeure douteuse. On peut, néanmoins, les placer provisoirement dans l'un des sous-genres suivants.

S.-g. *Myrmamblys* (Forel) Santschi (emend.).

Je restreins ce sous-genre aux espèces qui se groupent autour du *C. reticulatus* Roger et correspondent au premier groupe d'Emery.

L'ouvrière major, ou soldat, a la tête obtusément tronquée. L'épistome rectangulaire, plat ou assez plat, sans carène ni lobes, est ordinairement impressionné vers le milieu du bord antérieur. Il est, en outre, entièrement compris dans la troncature céphalique. Il devient trapézoïdal chez la petite ouvrière et souvent caréné. Le thorax a le dos continu ou interrompu. L'épinotum est souvent ensellé, non marginé, sauf dans un petit groupe.

Cette ensellure rapproche beaucoup les *Myrmamblys* qui la présentent des *Myrmosaga* Forel; il y a peut-être là une indication à suivre. Mais la plupart des *Myrmamblys* ont de nombreuses affinités avec le sous-genre *Myrmentoma* sens. Emery. Les espèces à dos continu avec le groupe *cariae*, et celles dont l'épinotum est bordé (deuxième groupe *C. greeni* Fer.) avec les vrais *Myrmentoma* Forel.

S.-g. *Myrmotemnus* Emery.

Je rétablis ce sous-genre, qu'Emery avait supprimé, en le réservant au troisième groupe des *Myrmamblys* de cet auteur et dont le *C. moeschi* For. est le type. Il diffère des autres groupes par sa forte constriction thoracique, qui le rapproche du s.-g. *Karavaievia* Em., mais s'en distingue par ses yeux placés très en arrière vers les angles postérieurs de la tête. De ce fait, le *C. hypoclinoides* Wheeler, ayant ses yeux au tiers postérieur, doit se classer dans le s.-g. *Karavaievia.*

Camponotus (Myrmotemnus) nutans Mayr var. *cleliae* n. var.

☿ Long.: 3^{mm},5. Roux testacé. Occiput, gastre moins sa face basale, et une étroite bande sur le devant du deuxième segment, les deux derniers articles du funicule, ainsi que le bord distal des articles précédents, d'un noir brunâtre. Les yeux sont placés près des angles

postérieurs de la tête. Vu de profil, le stomate métanotal fait saillie dans l'échancrure thoracique et le stomate de l'épinotum au milieu de la face déclive de ce segment. Pour le reste, comme la description de *C. mutans* Mayr que je ne connais pas. Le *C. moeschi* v. *lygaea* Viehm. est plus foncé et paraît s'en approcher.

N. E. de Sumatra: Labuan Bilik (Dr K. SURBECK leg.) 1 ☿.

Camponotus (Myrmotemnus) reichenspergeri n. sp. Fig. 1 *a*, *b*.

☿ Long.: 4^{mm},8. Noire. Bord des mandibules, condyle du scape, Luisante. Lisse avec une très fine striure chagrinée, transversale

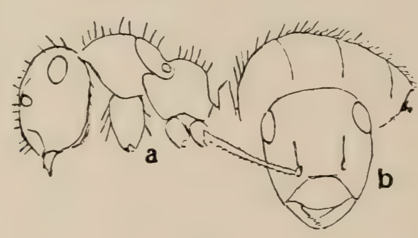


FIG. 1.

Camponotus (Myrmotemnus) reichenspergeri n. sp.

a = profil du corps.
b = tête vue de face.

bout du dernier article du funicule et petits tarses roussâtres. sur le devant du pronotum et le dessus du gastre, concentrique autour de la bosse épinotale. Pilosité dressée, longue et assez abondante partout, mais plus courte sur les appendices. La pubescence semble manquer.

Tête environ un sixième plus longue que large, un peu plus étroite devant, avec les côtés et le bord postérieur très peu convexe. Les yeux occupent le quart postérieur des côtés de la tête. Crêtes frontales droites, peu divergentes et plus courtes que leur intervalle. Sillon frontal effacé. Aire frontale losangique, transversale. Epistome convexe, à peine caréné. Mandibules assez étroites, de 4 dents. Le scape dépasse de plus d'un tiers le bord postérieur de la tête. Thorax fortement étranglé. Pronotum plus large que long, dessinant sur le profil, avec le mésonotum, une convexité régulière mais un peu déprimée sur le sommet. Face basale de l'épinotum convexe,

plus courte que la déclive qui est concave sur le profil et à laquelle elle passe par un angle très arrondi. Ecaille assez mince, plane derrière, le devant un peu convexe vers le sommet, qui est coupé en biseau et légèrement échancré. Tibias cylindriques. Palpes courts.

Sumatra (Dr A. REICHENSPERGER leg.), 1 ☿.

S.-g. *Myrmopelta* Sants.

J'ai établi ce sous-genre en 1921, mais EMERY en a fait le principal noyau de son sixième groupe, sous le nom de groupe *vividus*. Je l'ai rétabli dans une note qui a paru dans les Annales de la Société entomologique de France[1], avec une analyse des espèces, dont voici la liste: *C. arminius* Forel (et var. *biconstrictus* For.), *kollbrunneri* For., *barbarossa* For. (var. *sulcatinasis* Sants. *micipsa* Wheel.), *chrysurus* Gerst. (st. *apelis* For., st. *acutisquamis* Mayr. var. *dotalis* Sants., var. *securifer* Em., var. *yvonnae* For.), *vividus* Sm. (var. *cato* For., var. *meinerti* For., var. *reginae* For., var. *semidepilis* Wheel.)

S.-g. *Myrmespera* Sants. Rev. Zool. Afr. Tome 13, fas 3-4 1925 (1926).

Cette coupe correspond au quatrième groupe, dit *emarginatus*, d'EMERY, dont les quelques espèces avaient été rapportées au s.-g. *Myrmophyma* For. par G. ARNOLD (1922). Elle forme un s.-g. très apparenté aux s.-g. *Myrmopsamma* Forel et *Myrmoxygenys* Emery. Tous trois sud-africains, caractérisés par leur épitosme convexe à bord antérieur arqué, leurs mandibules à bord terminal très oblique chez les ouvrières minor et à dent apicale allongée chez l'ouvrière major. Leur couleur est ordinairement jaune plus ou moins roussâtre, variée de brunâtre. Le s.-g. *Myrmespera* diffère de *Myrmopsamma* par l'absence de moustache ou frange de poils au travers de l'épistome, et de *Myrmoxygenys* par ses palpes maxillaires beaucoup moins développés, la taille moins grande et plus variable, le bord cervical moins rétréci. En outre, quelques formes de *Myrmespera* ont un lobe étroit plus ou moins denticulé au milieu du bord arrondi de l'épistome (*C. nasutus* Em. et ses variétés). Celui-ci est d'ailleurs convexe, peu ou pas caréné et ses angles antérieurs atteignent ceux de la tête. Donc tout à fait différent de *Myrmamblys* For. En voici la liste des espèces:

[1] Tome 95, 1926, p. 16-23.

C. belligerum Sants. (subgenotype *debellator* Sants., *havilandi* Arnold, *crepusculi* Arnold, *cuneiscapus* For, *reevei* Arnold, *trifasciatus* Sants., *emarginatus* Emery, *nasutus* Em. (var. *pretiosus* Arnold, var. *quinquedentatus* For. var. *subnasutus* Arnold).

La forme des mandibules de ce sous-genre fait supposer des mœurs plus ou moins parasitiques, et la couleur, une vie nocturne ou crépusculaire, d'où son nom.

S.-g. *Paramyrmamblys* n.s.g.

Diffère du sous-genre *Myrmamblys* par l'épistome de la grande ouvrière ordinairement trapézoïdal ou convexe, ou plus ou moins caréné, avec le bord antérieur arqué et rarement impressionné. Le thorax est comprimé derrière et son profil est continu, arqué ou droit, mais sans ensellure épinotale. La face déclive de l'épinotum est abrupte.

Subgenotype: *Camponotus ostiarius* Forel.

Ce sous-genre comprend, en outre, les *Camponotus bertolonii* Em., *brookei* For, *limbiventris*, *orinobates*, *orites*, *orinodromus* Sants., reliquat du 5me groupe des *Myrmamblys* sens. Emery, auquel on peut ajouter les *C. lilianae* For., *simus* Em., un peu aberrants, et le *C. ferrerei* For. du 6me groupe.

Ce sous-genre paraît dériver de la même souche africaine que les s.-g. *Myrmespera* Sants., *Myrmopsamma* For. et *Myrmoxygenys* Em.; mais, tandis que ces trois derniers ont peut-être trouvé, dans leurs mandibules fortement armées et leur robustesse, leur moyen de défense, les *Paramyrmamblys* l'ont acquis par adaptation à la fonction de portier de leurs grandes ouvrières. Le *C. (Myrmespera) crepusculi* Arn. rapproche ces deux derniers sous-genres.

Camponotus (Paramyrmamblys) ferrerei Forel st. *cavisquamis* n.st.

♀ Long.: 9 à 10^{mm}. Jaune roussâtre. Mandibules plus rougeâtres, pattes plus claires. Abdomen brunâtre. Assez luisante et lisse, avec quelques points épars et des points-fossettes plus ou moins effacés sur l'épistome et les joues. Pilosité dressée assez courte, assez abondante sur le devant de la tête et le gastre, plus rare sur le thorax, manquant sur les pattes qui n'ont qu'une fine pubescence. La tête est rectangulaire, 1/5 à 1/4 plus longue que large derrière les yeux; les côtés presque parallèles en avant de ceux-ci. Le bord postérieur droit que le scape dépasse à peine d'une demi fois son épaisseur.

Epistome assez caréné, sans impression vers le bord antérieur arqué. L'écaille a le bord supérieur droit et tranchant et sa face postérieure légèrement concave et bordée. Du reste, comme chez *akka* For. Afrique Orientale anglaise: Voir (ALLAUD et JEANNEL). 1 ♀.

Camponotus (Paramyrmamblys) robertae n. sp.

♀ Long.: 10^{mm},5. Voisin de *C. ferrerei* For. D'un brun rougeâtre terne, le gastre un peu plus foncé, avec le bord de ses segments vaguement éclairci. Devant de la tête, côtés du thorax, une faible bande sur le dos, les pattes et les funicules plus roussâtres. Lisse et luisante. Quelques points sur les joues. Pilosité dressée roussâtre, très courte et assez abondante sur le devant de la tête, un peu plus longue et plus rare que chez *ferrerei* sur le reste du corps, absente sur les membres qui n'ont qu'une courte pubescence.

Tête faiblement subtronquée, de 1/5 à 1/4 plus longue que large, les côtés presque rectilignes convergent faiblement en avant. Le bord postérieur droit, avec ses angles brièvement arrondis. Les yeux, ovales, occupent un peu plus du troisième quart des côtés de la tête. Arêtes frontales aussi écartées que leur distance aux côtés de la tête et plus longues que cet écartement. Sillon frontal faible et un peu plus long que les arêtes. Aire frontale très large et courte. Partie médiane de l'épistome subrectangulaire, à peine plus large devant que derrière, convexe et non caréné, les côtés un peu arqués ainsi que le bord antérieur sans impression, les portions latérales petites. Mandibules lisses, avec des points épars, luisantes, armées de 6 dents, leur bord externe convexe. Le scape dépasse de trois fois son épaisseur le bord postérieur de la tête. Thorax un peu plus étroit que celle-ci. Pronotum moins abrupt devant que chez *C. ferrerei*. Face basale de l'épinotum plus longue (comme les 2/3 de la déclive, avec laquelle elle fait un angle arrondi), le dessus peu convexe, sans enfoncement devant. Ecaille conique sur le profil, plus épaisse au sommet que chez *ferrerei*, avec le bord plus mousse et arrondi. Gastre long. Tibias subcylindriques et sans piquants. Ailes jaunâtres, à nervures et tâche jaune-brunâtre. La supérieure longue de 9^{mm}.

Diffère de *C. ferrerei* par sa sculpture, sa taille et son épinotum, des races *akka* For. et *cavisquamis* Sants. par son épistome moins nettement caréné.

Côte d'Ivoire: Dimbroko (LE MOULT) ♀.

Camponotus (Paramyrmamblys) vulpus n. sp., fig. 2. A.B.

☿ Long.: 4mm,8 à 5mm. D'un brun rougeâtre clair. Epistome, aire frontale, devant de l'aire centrale, dessus du thorax, écaille, bord postérieur des segments du gastre et appendices jaune-roussâtre. Tarses et une bande longeant le milieu du pronotum d'un roux un peu brunâtre. Submate. Densement et très finement réticulée, le

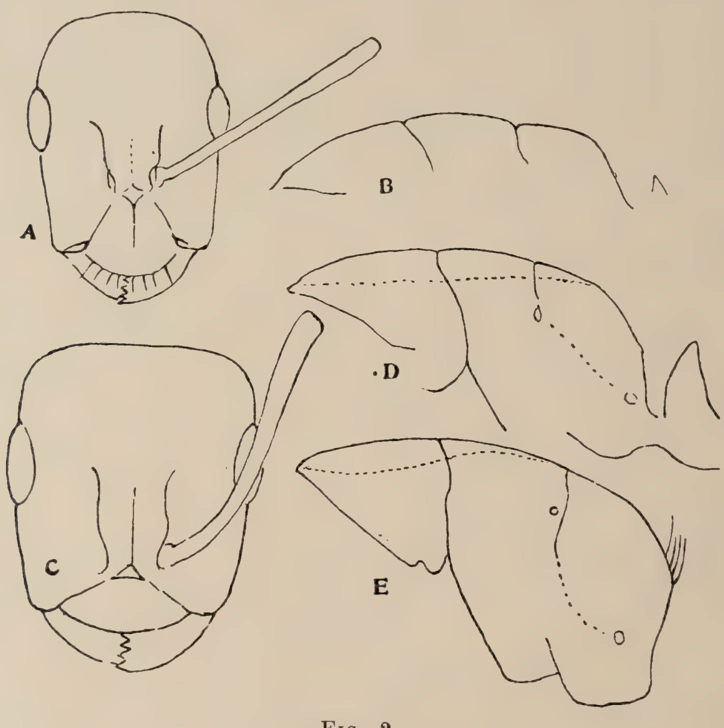


Fig. 2,

A et B. = *Camponotus (Paramyrmamblys) vulpus* n. sp. ☿
C et D. = » » » *limbiventris* Sants. ☿
E. = » » » *ostiarius* Forel ☿

gastre très finement strié en travers. Pilosité dressée courte, clairsemée, plus rare sur le thorax, absente sur les appendices.

Tête d'un bon quart plus longue que large, obtusément tronquée devant. Les côtés subparallèles presque droits et le bord postérieur assez convexe. Les yeux occupent plus du troisième quart des côtés. Arêtes frontales sigmoïdales, divergentes, atteignant le niveau du milieu des yeux. Sillon frontal faiblement indiqué.

Epistome trapézoïdal, avec une carène qui se bifurque dans son cinquième postérieur autour d'une encoche triangulaire pour l'aire frontale; le bord antérieur arqué. Mandibules finement réticulées, avec des points pilifères, armées de 5 dents subégales, leur bord externe, un peu concave dans le tiers moyen, devient un peu convexe vers le bout. Palpes maxillaires assez longs, mais n'atteignant pas l'articulation cervicale. Le scape dépasse d'environ un tiers le bord postérieur de la tête. Thorax un peu plus étroit que celle-ci, progressivement comprimé d'avant en arrière. Son profil, faiblement convexe du col à l'angle épinotal, fait une très légère saillie au mésonotum. La face déclive fait un angle ouvert avec la basale, dont le sommet s'arrondit. Le pronotum, nullement bordé, est de un sixième plus long que large. Suture mésoépinotale distincte. Sommet de l'écaille arqué et tranchant. Tibias subcylindriques, sans piquants.

Congo belge: Mogendé (Dr H. Schouteden, 14 IV 1921) 1 ☿ « type au Musée du Congo belge à Tervuren ».

Se rapproche des *C. ferrerei* et *ostiarius* For. par sa tête allongée, mais le profil thoracique rappelle plutôt le *C. orinobates* Sants. Chez *limbiventris* Sants. (fig. 2 C, D) la tête est bien plus large et le thorax plus arqué, moins cependant vers l'épinotum que chez *ostiarius* For. de même taille (fig. 2 E). Cette dernière espèce a certaines affinités avec le sous-genre *Myramacrhaphe* ci-après, par exemple le thorax et les palpes maxillaires qui sont assez longs bien que moins longs que chez ce nouveau sous-genre. La suture mésoépinotale et la couleur l'en distinguent d'ailleurs suffisamment.

Camponotus (Myrmamblys ?) isabellae Forel.

Indochine: Saïgon (Fouquet) 2 ♀.

La ponctuation du front paraît moins prononcée que ne l'indique la description de Forel. Les côtés du thorax paraissent aussi plus sculptés et submats, du reste comme le type, lequel est de Ceylan. La forme de l'épistome de cette espèce la rapprocherait plutôt du sous-genre *Paramyrmamblys*. L'☿ est inconnue.

S.-g. *Myrmacrhaphe* n. subg. [1].

Le type de ce nouveau sous-genre est le *Camponotus conradti* Forel, classé par Emery dans son sixième groupe des *Myrmam-*

[1] Contraction de μυρμηξ. μακρο, et ἀφή.

blys. Cette espèce, ainsi que celles dont suivent les descriptions, présentent des caractères particuliers qui en font une coupe bien définie quoique voisine des s.-g. *Myrmotrema* For. et *Paramyrmamblys*.

Ouvrières major et minor tranchées sans intermédiaires.

La petite ouvrière a le tégument en général noir, en grande partie réticulé, avec une pilosité variable. La tête est plus longue que large, plus ou moins rétrécie devant, avec les côtés droits et les yeux moyens dans le tiers postérieur. L'épistome convexe est très peu caréné, ses angles antérieurs atteignent ceux de la tête, les postérieurs très rapprochés. Le scape dépasse beaucoup le bord postérieur de la tête. Les palpes maxillaires sont très longs, leur dernier article plus long que le dernier de l'antenne. Pronotum fortement déprimé et plus ou moins bordé. Epinotum, au contraire, très comprimé. La suture promésonotale bien marquée, la suture mésoépinotale effacée dessus et de côté, parfois un peu indiquée au-dessus du stomate, mais n'atteignant pas la face dorsale.

La grande ouvrière a la tête plutôt moins étroite devant. Epistome comme chez *Myrmotrema*, mais sans fossettes. Le profil du thorax forme une courbe plus ou moins régulière, mais nullement interrompue au niveau de la suture mésoépinotale du reste effacée comme chez l'ouvrière minor. Le scape est plus court et ne dépasse pas le bord postérieur de la tête. Pour le reste, comme chez l'ouvrière minor, mais plus robuste.

La femelle a tantôt la tête et surtout l'épistome du type soldat (*C. furvus* Sants.), tantôt du type de l'ouvrière minor (*C. gabonensis* Sants.).

Seule l'ouvrière minor est connue chez toutes les espèces, peut-être parce qu'il s'agit d'un groupe floricole et que les petites ouvrières ont été recueillies isolément sur les végétaux, tandis que les grandes ouvrières restent au nid pour sa défense. C'est, du reste, dans celui-ci qu'ont été trouvés les seuls soldats connus du sous-genre. (*C. furvus* Sants. et *conradti* For.) Il faut toutefois excepter le *C. berthoudi* For. dont seul le soldat est décrit. Ce dernier, ainsi que le *C. bayeri* For., qui ne me sont pas connus, me paraissent devoir appartenir à ce sous-genre.

Camponotus (Myrmacrhaphe) florius n. sp.

☿ Long. : 5^{mm},5 à 6^{mm}. Bord terminal des mandibules, condyle du

scape, peignes des tibias ferrugineux. Pattes d'un brun plus ou moins foncé. Mate ou submate. Dessous de la tête, faces occipitale et déclive de l'épinotum, hanches et côtés du gastre assez luisants et moins sculptés que le reste qui est réticulé ponctué; les côtés du thorax plutôt obliquement réticulés. A part quelques poils bordant l'épistome, la pilosité dressée fait complètement défaut. Une pubescence grisâtre rare sur le corps sauf sur l'épistome, les angles postérieurs de la tête et les bas côtés du thorax, où elle est plus dense. La pubescence des appendices est beaucoup plus fine.

Tête un peu plus rétrécie devant que chez *burgeoni* et moins que chez *gabonensis* mais un peu plus courte. Crêtes frontales plus courtes et aire frontale plus large que chez cette espèce, du reste voisine. La carène de l'épistome est plus apparente, le scape un peu plus comprimé dépasse d'environ la moitié de sa longueur le bord postérieur de la tête. Le thorax a le même profil que chez *burgeoni*, avec un épinotum un peu moins fortement comprimé. Pour le reste, comme chez cette espèce, dont *florius* diffère à première vue par l'absence de pelisse jaune grisâtre uniformément répandue partout.

Congo français: Madingu (A. Weiss) 1 ☿.

Camponotus (Myrmacrhaphe) burgeoni n. sp. Fig. 3 *a*, *b*.

☿ Long.: 6^{mm},5. Noire. Condyle du scape, bout du dernier article des antennes et derniers tarses brun-ferrugineux. Submate et réticulée ponctuée, le thorax moins finement que la tête et surtout que le gastre. Les côtés de celle-là assez luisants. Une pubescence grise, longue et couchée, couvre d'un duvet assez uniforme tout l'Insecte sauf les appendices. Elle est dense, sans cependant cacher la sculpture. Longitudinalement disposée sur la tête et le gastre, elle prend une direction rayonnante à partir du milieu de la suture promésonotale. Quelques soies blanches sur l'écaille et la face déclive de l'épinotum, absentes ailleurs.

Tête comme chez *conradti* For., mais un peu plus étroite et les crêtes frontales plus rapprochées. Le vertex est un peu plus convexe sur le profil, l'épistome un peu plus court et légèrement plus convexe; son bord antérieur forme un lobe arrondi. Mandibules plutôt étroites, chagrinées, avec des points épars, armées de 6 dents. Le scape dépasse le bord postérieur de la tête d'environ la moitié de leur longueur. Les articles du funicule tous plus longs que chez *C. foraminosus* For. Palpes maxillaires très allongés. Thorax un

quart plus long que la tête, faiblement convexe et légèrement interrompu sur le profil, au niveau de la suture promésonotale. Sa

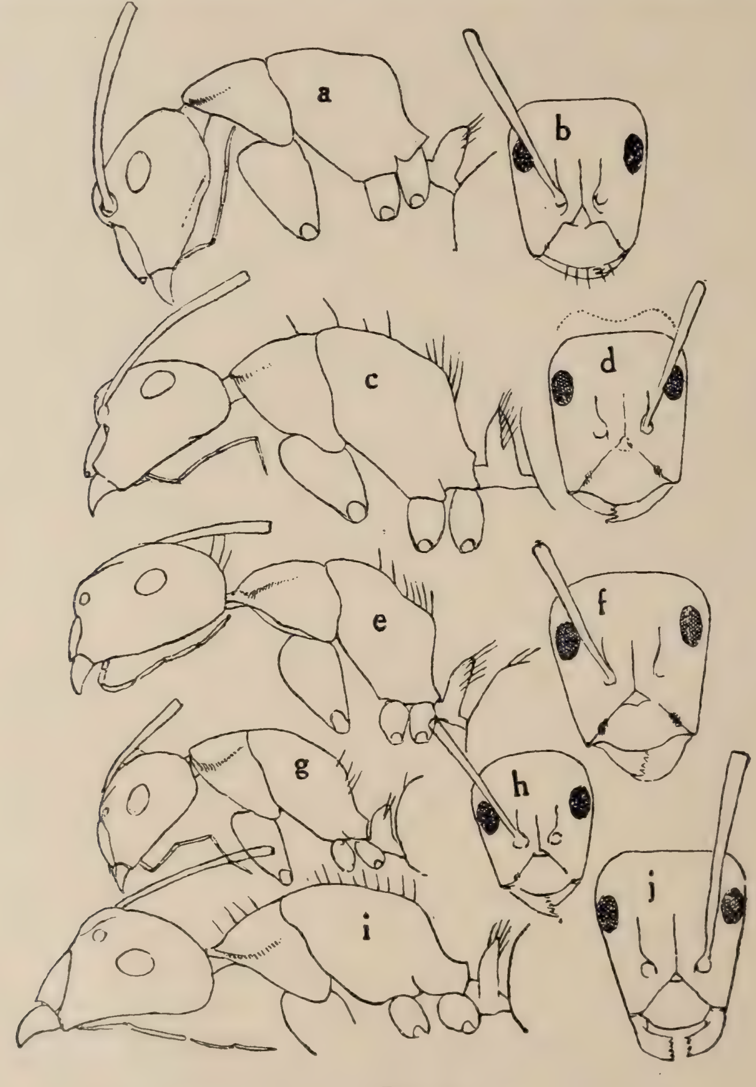


Fig. 3.

a et b. = *Campotonus (Myrmacrhaphe) burgeoni* n. sp.
c et d. = » » » » *conradti* n. For.
e et f. = » » » » *longipalpis* n. sp.
g et h. = » » » » *fulvus* Sants.
i et j. = » » » » *gabonensis* n. sp.

Le pointillé au-dessus de *d* indique le contour du bord occipital vu d'un peu en arrière. Toutes les figures se rapportent à l'☿ minor.

face déclive abrupte fait presque un angle droit avec le profil dorsal. Le pronotum très déprimé, faiblement convexe devant, un quart plus large que long, ses côtés assez régulièrement arrondis et plus nettement bordés que chez *C. foraminosus* For. L'épinotum est fortement comprimé, sa face basale réduite à une simple crête mousse, dont le profil est presque droit, tandis que celui du mésonotum est légèrement plus convexe. La face déclive de l'épinotum est un tiers plus longue que la basale à laquelle elle passe par un angle arrondi. Ecaille plane derrière, coupée en biseau arrondi devant et à sommet mousse. Les pattes n'ont qu'une faible pubescence, les tibias un peu comprimés; les scapes plutôt cylindriques.

Haut Uele; Moto (L. Burgeon 1920) 1 ☿ type au musée du Congo, Kasai; Ngombe, 2 ☿ Kamalembi, Luebo et 1 ☿ (Dr. Schouteden).

Camponotus (Myrmacrhaphe) gabonensis n. sp. Fig. 3, *i*, *j*.

☿ Long.: 7^{mm}. Noire. Bord terminal des mandibules, condyle du scape, articulations distales des hanches et des trochanters ferrugineux. Densément ponctuée comme chez *C. conradti*, mais plus mate. Pilosité dressée jaunâtre plus abondante que chez *conradti*, tandis qu'au contraire la pubescence est plus courte et plus rare sur la tête et le thorax et plus abondante et dorée sur le gastre. Les fémurs ont une rangée de poils espacés, comme chez *conradti*. La tête est beaucoup plus nettement trapézoïdale que chez cette dernière espèce, et moins large que chez *longipalpis*. Les yeux un peu plus en arrière, les arêtes frontales plus espacées. Une ébauche de carène sur l'épistome dont le bord antérieur est plus échancré latéralement. Mandibules de 6 dents assez régulières et pointues. Scape déprimé comme chez *conradti*, dépassant de plus de la moitié le bord occipital. Les articles du funicule sont un peu plus courts que chez *conradti*. Thorax moins élevé, avec le profil du dos comme chez cette dernière espèce, mais la face déclive de l'épinotum est moins abrupte. L'écaille est moins épaisse et plus accuminée au sommet. Pour le reste comme chez *conradti*.

♀ Long.: 10^{mm}. Couleur, pilosité et sculpture comme chez la ☿. La pubescence jaune dorée est cependant plus dense sur le devant du pronotum et la métapleure. Tête de même forme, mais plus robuste. Le scape la dépasse d'un tiers. La carène de l'épistome est moins nettement ébauchée, le bord antérieur aussi développé que chez l'☿. (chez *C. furvus* ♀ l'épistome est comme chez la grande ☿,

donc moins avancé). Le thorax est élevé, robuste, le pronotum non dépassé par le mésonotum. Epinotum élevé, sa face basale courte, passant par une forte courbe à la déclive, qui est oblique. Ecaille un peu plus épaisse. Pas de rangée de frange sur les fémurs des deux exemplaires étudiés.

Gabon: Sam Kita (F. Faure), 1 ☿ type, Congo français: Brazzaville, (A. Weiss) 2 ♀., ces dernières capturées à part ne sont pas d'identification certaine.

Camponotus (Myrmacrhaphe) conradti For. var. *fimbriatipes* Sants.

Cette forme n'est pas identique au type, comme l'indique le Catalogue du *Genera Insectorum*; elle a la pubescence du gastre jaunâtre (blanche chez le type) et la tête plus étroite devant, presque comme chez *C. gabonensis* Sants.

Camponotus (Myrmacrhaphe) longipalpis n. sp. Fig. 3 *e*, *f*.

☿ Long.: $6^{mm},4$. Noire. Condyle du scape, bout du dernier article du funicule et labre roussâtres. Une partie des palpes, les articulations coxofémorales et les derniers tarses brun-roussâtre. Dessus de la tête et thorax finement et densement ponctués, réticulés et mats, plus finement sculptés que *conradti*, avec quelques points sur le clypéus. Dessous de la tête, bords supérieurs du thorax, appendices, écaille et gastre lisses ou finement chagrinés et luisants. Pubescence plus ou moins clairsemée, rare sur le gastre. Pilosité dressée fine, blanchâtre, disposée comme chez *C. conradti* For., mais plus courte et moins fournie. Les cuisses n'ont que de rares poils dressés.

Tête trapézoïdale, aussi large que chez *conradti*; mais distinctement plus courte, avec les côtés rectilignes et plus convergents. Le vertex plus convexe. L'épistome est trapézoïdal, ses angles antérieurs atteignent ceux de la tête, dépassant nettement la fossette clypéale qui est plus enfoncée que chez *conradti*, la carène est à peine indiquée. Mandibules finement réticulées, avec de nombreux points, mate, de 5 dents. Les palpes maxillaires atteignent le cou. Le scape dépasse, d'environ un quart de leur longueur, le bord postérieur de la tête. Pronotum à peine plus étroit que la tête. Le profil du thorax fait ressortir plus nettement que chez *conradti* et *furvus* la convexité du mésonotum. Il y a un étranglement plus

accusé devant l'épinotum, mais la suture est totalement effacée dessus; elle n'apparaît qu'un peu au-dessous du stomate. Face basale de l'épinotum aussi large devant que longue, très convexe transversalement, à peine plus longue que la moitié de la face déclive à laquelle elle passe par un angle très arrondi. La face déclive est du reste très étroite, mousse et concave de haut en bas. L'écaille est plus mince et un peu plus mousse au sommet que chez *conradti*, plus haute que chez *furvus*. Cuisses moins comprimées que chez *conradti*.

Congo belge: Basongo (Dr H. Schouteden), 1921. 1 ☿ au Musée du Congo, à Tervuren.

Camponotus (Myrmacrhaphe) furvus Sants. Fig. 3, *g*, *h*.

Syn.: *Camponotus buchholzi* Mayr var. *furva* Sants. Rev. Zool. Afr. 1911, p. 213.

En revisant la description du *Camponotus buchholzi* Mayr, que je ne connais pas, je m'aperçois que « beide Nähte sind gleichmässig ausgeprägt », caractère qui sépare cette espèce du sous-genre *Myrmacrhaphe* et dont l'importance n'était pas comprise lorsque je descrivis la variété *furva*. Celle-ci n'ayant que la suture promésonotale et les palpes très allongés, doit en être séparée pour entrer comme espèce dans le nouveau sous-genre. Chez l'ouvrière major l'épistome est moins élargi devant, les angles antérieurs ne dépassent que faiblement les fossettes clypéales, qui sont très bien marquées. Son bord antérieur a une petite impression et il ne dépasse que faiblement le niveau des angles antérieurs de la tête. Le scape ne dépasse que d'un sixième le bord postérieur de celle-ci. Le thorax est plus robuste, et la face déclive de l'épinotum plus large que chez la ☿ minor, l'écaille est plus haute. Il n'y a pour ainsi dire pas d'intermédiaire entre les deux castes d'ouvrières. Chez la ♀, l'épistome est du type de celui de l'☿ major, il est encore plus rétréci devant.

Congo français: Brazzaville (A. Weiss).

Camponotus (Myrmosericus) zimmermanni For. var. *pansus* n. var.

☿ Long.: 6^{mm},5. Thorax brun-noirâtre comme le gastre et la tête, avec le dessus du mésonotum et quelques taches sur l'épinotum roussâtres, comme les pattes, les antennes et la bouche. Les segments du gastre largement bordés de jaune un peu roussâtre. La pubes-

cence est plus abondante que chez le type de l'espèce, surtout plus dense sur la tête et le thorax. Celui-ci est régulièrement arqué d'avant en arrière. Plus robuste, la tête a la même forme que chez le type de 4^{mm},5. Pour le reste semblable.

Afrique Orientale Anglaise: Taveta, 1 ☿ type. Kerlo riv.

Camponotus (Myrmotrema) atriscapa n. sp.

"☿ Long: 7^{mm},5 à 8^{mm}. Noire. Bord antérieur de la tête, mandibules, condyle du scape, funicule et derniers tarses d'un brun plus ou moins foncé. La tête est entièrement couverte de fossettes presque confluentes, assez profondes sur toute la face frontale, laquelle est assez mate (plus fortement ponctuée-réticulée que chez *C. olivieri* For.), tandis que les côtés et la face occipitale ont des fossettes plus superficielles bien qu'aussi nombreuses et le fond plus luisant. Le thorax est densément ponctué-réticulé et mat, mais le dessus du pronotum l'est plus faiblement et est un peu luisant. Le gastre est finement chagriné en travers et assez luisant, surtout les derniers segments. Pilosité blanchâtre, assez fine et assez pointue. Elle est moyennement abondante sur le corps, un peu plus sur le thorax et manque sur les appendices. Ceux-ci n'ont qu'une pubescence courte et espacée qui se retrouve plus dense sur le thorax et plus longue sur le gastre mais ne cachant pas la sculpture.

Tête aussi longue que large, les côtés subparallèles dans leurs deux tiers postérieurs. Le bord postérieur est faiblement convexe avec ses angles brèvement arrondis. Yeux un peu plus grands que chez *olivieri* et aussi avancés. Les arêtes frontales un peu plus espacées. Aire frontale mate. Epistome et mandibules comme chez *olivieri*, mais plus fortement sculptés. Le scape dépasse d'une fois et demie son épaisseur le bord postérieur de la tête. Thorax plus robuste, mésonotum un peu plus saillant devant sur le profil et l'angle de l'épinotum plus arrondi que chez *olivieri*. La face basale de l'épinotum est longuement convexe d'un côté à l'autre et droite sur le profil. La face déclive un peu concave. Le reste comme chez *olivieri*.

Cette ouvrière se distingue par son scape entièrement noir (sauf le condyle), tandis qu'il est ordinairement roussâtre, au moins à sa base, chez les autres *Myrmotrema* à scapes cylindriques.

♂ Long: 8^{mm}. Noir. Condyle et bout du scape, mandibules, derniers tarses d'un brun plus ou moins foncé. Valvules génitales

en parties roussâtres. Mat ou submat. Milieu du vertex, devant du scutum et gastre plus luisants. Pilosité dressée blanchâtre, assez abondante sur la tête et le bout du gastre, rare sur le reste du corps. Pubescence courte et clairsemée.

Tête trapézoïdale, un peu plus longue que large au bord postérieur, lequel est presque droit, la face occipitale concave et les angles distincts et arrondis. Les yeux sont un peu moins grands que le tiers des côtés de la tête et distants de près de la moitié de leur longueur des angles postérieurs de la tête. Ils dépassent à peine, devant, le milieu des côtés de la tête d'où ceux-ci sont assez droits et convergents. Sillon frontal luisant, atteignant presque l'ocelle médian. Epistome convexe transversalement, faiblement arqué dans les deux tiers médians du bord antérieur. Les mandibules n'ont que deux dents apicales mousses. Le scape, cylindrique, dépasse d'un peu moins que la moitié de sa longueur le bord postérieur de la tête. Thorax plus large que la tête. Le devant du mésonotum descend verticalement avec le pronotum. Le mésonotum a un sillon médian atténué devant et qui se poursuit plus ou moins fortement sur le devant du scutum. Celui-ci a un profil convexe bien plus haut que le mésonotum et une face déclive très abrupte. Face basale de l'épinotum horizontale, environ deux tiers plus courte que la déclive, celle-ci verticale et unie à la précédente par un angle très arrondi. L'écaille est plus large que haute, haute comme la moitié de la face déclive précédente, fortement échancrée au sommet, le fond de cette échancrure aminci et ses bords épais. La face postérieure imprimée au milieu, légèrement convexe de haut en bas. Ailes hyalines à nervures roussâtres, longues de 8^{mm}. Tibias cylindriques, sans canelure.

Congo belge: District de l'Equateur (L. Bugeon) VIII, 1921, ☿ ♂.

Camponotus (Myrmotrema) avius n. sp.

"☿ Long: $7^{mm},2$. Noire. Mandibules, antennes, tibias et tarses roux testacés; base des mandibules, bout du funicule, cuisses d'un brun rougeâtre. Densément ponctuée et mate. Gastre finement striolé, chagriné en travers et faiblement luisant. Dessous de la tête, côtés des joues, écaille, devant et dessous du gastre plus lisses et luisants. Fossettes carieuses du devant de la tête un peu plus petites que chez *C. grandidieri* For. Des soies tronquées, blanches, assez longues sur l'écaille et l'épinotum, plus courtes et plus rares

ailleurs. Pubescence couchée courte et assez clairsemée sur la tête et le thorax, plus longue et plus abondante sur le gastre (mais moins que chez *grandidieri*) laissant une ligne glabre nette sur le milieu des segments.

Tête trapézoïdale, aussi large derrière que longue, les côtés assez arqués et convergents, le bord postérieur transversal avec les angles arrondis. Elle est fortement convexe sur le profil (bien plus que chez *grandidieri*) avec les yeux plus petits que chez cette espèce. Crêtes frontales plus longues qu'espacées derrière. Sillon frontal bien imprimé et aussi long que les crêtes. Epistome aussi large que long, faiblement convexe, un peu infléchi devant avec une légère impression médiane vers le bord antérieur. Ses fossettes sont bien moins profondes et plus petites que celles des joues. Mandibules finement chagrinées, avec des points pilifères assez nombreux. Scapes cylindriques dépassant d'environ un cinquième l'angle postérieur de la tête. Thorax court et robuste, convexe du col à la suture mésoépinotale. Pronotum subépaulé, aussi large que long. Suture promésonotale très accentuée. Face basale de l'épinotum à profil horizontal, à peine convexe et plus bas que le mésonotum. Elle est très étroite, tectiforme et passe par une brève courbe à la face déclive. Celle-ci, d'un tiers plus longue que la précédente, est oblique et concave vers le bas. Ecaille un peu moins convexe que chez *grandidieri*. Gastre plus étroit que chez cette espèce. Tibias cylindriques et moins robustes.

☿'' Long: 5^{mm},4. Mandibules aussi rouges que les antennes. Côtés de la tête et joues plus mates, avec la pubescence plus rare et la ligne glabre du gastre moins distincte. Les fossettes manquent sur la tête, qui a le même aspect que chez la grande ouvrière, mais en plus faible proportion. L'épistome plus large et plus trapézoïdal. Thorax, sculpture et le reste comme chez la grande ouvrière.

South Rhodesia: Saw Mills (G. Arnold).

Paraît assez voisin de *C. tauricolis* For., mais celui-ci a la sculpture plus luisante et le profil du thorax convexe dans toute sa longueur.

Camponotus (Myrmotrema) tauricolis Forel st. *osiris* Forel var. *fricatus* n. var.

☿ Long: 5^{mm}. Noire. Mandibules, tiers basal du scape, funicule et derniers tarses roussâtres ou roux brunâtre. Scutum mat comme

chez *osiris*, avec seulement la base du gastre luisant. La pubescence blanchâtre et la pilosité dressée sont encore plus rares que chez cette race. La tête est plus courte que chez *foraminosus* For. et les côtés plus convergents. Yeux placés aux angles postérieurs de la tête. Le pronotum est, comme chez *osiris*, déprimé, peu convexe, avec une impression médiane, mais plus étroit. Du milieu du pronotum à l'angle de l'épinotum le profil thoracique est moins convexe que chez *osiris*, pour le reste comme chez cette race.

Congo belge: Congo da Lemba, Mayumbe, Kiniati (R. Mayné). Bolobo (Dr Schouteden).

Dans sa description du *C. osiris*, Forel compare cette forme à *C. carbo* Em. et cite cette espèce de Congo da Lemba. Je suppose qu'il y a ici une confusion et que *C. carbo* Forel (non Emery) de cette localité correspond plutôt à *fricatus*. La partie luisante du gastre n'occupe, chez celle-ci, que la face antérieure du premier segment, alors que ce segment est presque entièrement luisant chez *orisis*. Du reste, *carbo* appartient aux *Myrmotrema* à scapes comprimés, ce qui n'est pas le cas de *C. tauricolis* et *osiris* For.

Camponotus (Myrmotrema) tauricolis For. st. *osiris* For. var. *pax* Sants.

Syn.: *C. (M.) olivieri* For. st. *tauricolis* For. var. *pax* Sants. 1915, Ann. Soc. ent. France, LXXXIV, p. 170-273.

Cette variété doit se rapporter à *osiris* For. dont elle a la sculpture et la forme. Elle en diffère par sa pilosité dressée très fine, pointue et plus abondante que chez *osiris*, mais au contraire plus rare chez la var. *fricatus*.

Cameroun, types. Gabon (F. Faure).

Camponotus (Myrmotrema) olivieri Forel var. *nitidior* n. var.

☿ Long: 5^{mm} à 6^{mm}. Couleur et forme comme chez la var. *sorpta* For., mais l'ouvrière minor est encore plus luisante et la pubescence thoracique moins apparente. Elle diffère du *C. tilhoi* Sants. par le profil continu du pronotum à l'épinotum comme chez *olivieri*. Les grandes ouvrières ne sont pas connues, peut-être sont-elles aussi sculptées que chez *sorpta* et confondues avec cette variété.

Congo belge: Ganda Sundi, Kunugu, Bolobo, Eala (Musée du Congo).

Camponotus (Myrmisolepis) braunsi Mayr var. *candidus* n. var.

☿ Long: $5^{mm},5$ à 6^{mm}. Noire. Mandibules, antennes, trochanter et tarses rouges; hanches et fémurs presque noirs. La sculpture est plus mate que chez *transitorius* Sants. La pilosité dressée est plus abondante sur le thorax et sur le gastre, où elle est aussi épaisse, surtout sur le premier segment (courte, plus fine et rare chez *transitorius*). La face basale de l'épinotum est transversalement plane, un peu convexe d'avant en arrière et un peu inclinée vers la face déclive. Elle n'est pas plus basse devant que le mésonotum, et moins étroite devant que chez *transitorius*. La face déclive est luisante, finement imprimée vers le haut.

Monts Rouvenzori, 2000 m. alt. (D[r] Bequaert).

Camponotus (Myrmisolepis) braunsi Mayr. st. *erythromelus* Em. var. *epinotalis* Sants.

Cette forme, que j'avais décrite comme espèce, doit se rattacher à la race *erythromelus* par la coloration de ses appendices. Ceux du type de l'espèce sont plus foncés.

Vol. 33, nº 20 — Juillet 1926.

Description de quelques espèces nouvelles d'Harpacticides marins de la région de Banyuls.

par

A. MONARD

Dr ès Sciences

Avec 46 figures dans le texte.

1. *Laophonte dinocerata* nov. sp.

(Fig. 1 à 10.)

Femelle. Corps allongé, vermiforme, semblable à celui de *L. cornuta* Ph., présentant,dans les segments II et III du métasome, une flexion caractéristique de telle sorte que l'axe de l'animal est coudé en ce point à angle droit. Segment céphalique égal environ aux 4 segments suivants, pourvu d'un rostre net; segments libres du métasome à section quadrangulaire, munis sur les côtés, à la jonction des notums et des pleures, d'épines mousses, à peine indiquées sur le deuxième, très nettes et fortes sur les autres segments (quoique ces rapports soient variables d'un individu à l'autre). Urosome atténué en arrière, les 2 segments génitaux séparés à la face dorsale, le dernier segment portant un opercule anal en demi-cercle, à nombreuses dents mousses. Le bord postérieur de tous les segments, à la face dorsale, est armé de dents mousses, espacées, comme dans *L. cornuta*, mais plus petites et sans les cils intermédiaires. A la face ventrale de l'urosome, les bords segmentaires portent de fines spinules. Furca modérée, les branches 1½ fois plus longues que larges; les 2 soies apicales bien développées. Chitine épaisse et calcaire.

Antennule de 7 articles. Le 2me porte une protubérance comme dans *L. cornuta*, mais plus petite. Les 3 premiers articles sont à peu près égaux; le 4me, plus court, porte une grosse bandelette sensorielle; le fouet de l'antennule est égal au 1er article. Les longueurs relatives sont: 14, 14, 13, 7, 4, 5, 6.

Antenne. 1er article ovale, allongé; le 2me plus court, bordé de spinules, armé de 3 crochets et de 3 soies géniculées. Exopodite court, large, digité, à 4 soies plumeuses.

Mandibule forte, à dents mousses; palpe uniarticulé à 4 soies.

Maxillipède II. Main anguleuse à sa base, ovale, ciliée en partie. Crochet assez grêle, long, courbé vers sa pointe.

Patte I. Exopodite triarticulé, inséré plus bas que l'endopodite, un peu plus court que la moitié de celui-ci; les 3 articles subégaux.

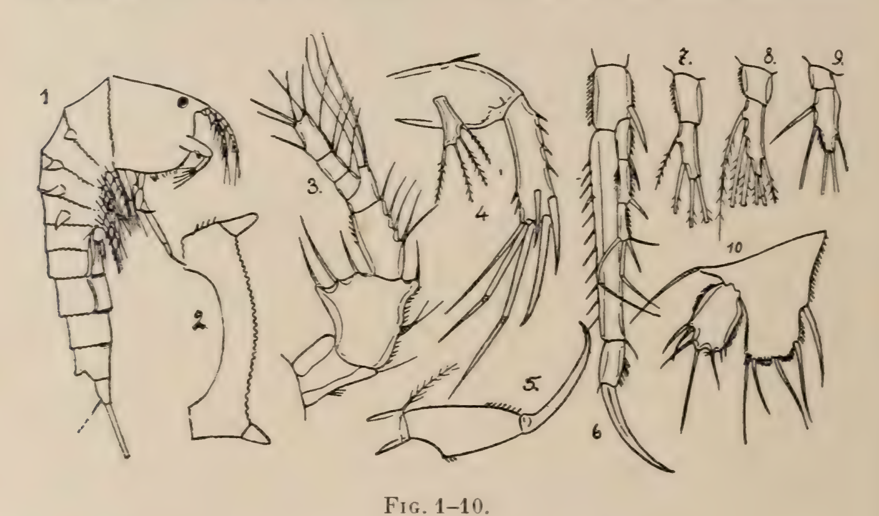


Fig. 1–10.

Laophonte dinocerata nov. sp.

Fig. 1. Femelle. vue latérale. — Fig. 2. Segment 4 du métasome, en section transversale. — Fig. 3. Antennule. — Fig. 4. Antenne. — Fig. 5. Deuxième maxillipède. — Fig. 6. Patte I. — Fig. 7, 8, 9. Endopodites des pattes II, III, IV. — Fig. 10. Patte V.

Endopodite puissant; le 1er article cilié, le 2me ovale. Griffe forte et régulièrement courbée; soie accessoire très fine.

Patte II. Endopodite égalant les 2 premiers articles de l'exopodite. Les articles distaux portent: exopodite 6, endopodite 4 appendices.

Patte III. Endopodite plus court que dans la patte précédente, à cause de la réduction du basal. Aux distaux, il y a: exopodite 7, endopodite 6 appendices.

Patte IV. Endopodite plus court encore, atteignant à peine la moitié de l'exopodite. Les distaux portent: exopodite 7, endopodite 5 appendices.

Patte V. Très remarquable. Lobe interne large, presque carré, aussi long que le distal et portant, au bord externe cilié, une soie médiocre, à son extrémité 4 soies espacées, séparées par des lobes arqués et munis de 2 rangs superposés d'épines mousses. Distal court, cilié, portant une longue soie apicale et 4 soies plus courtes.

Longueur: $0^{mm},7$ à $0^{mm},8$. Couleur: rouge-brun.

Quelques femelles trouvées dans les graviers de la plage du Troc, dans les boues noires du vivier, devant le cap des Abeilles.

Male. Inconnu.

2. *Laophonte rosei* nov. sp.[1]

(Fig. 11 à 19.)

Femelle. Corps élargi en avant, rétréci en arrière, sans strictions segmentaires bien marquées, sauf à l'urosome. Rostre petit,

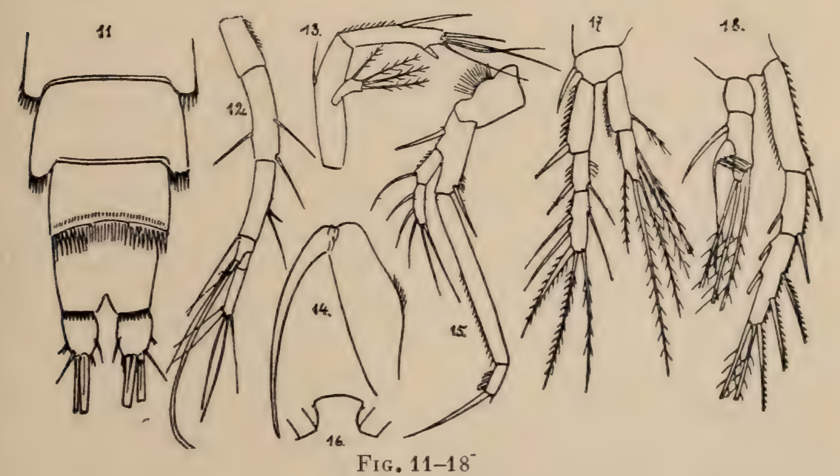


Fig. 11–18

Laophonte rosei nov. sp.

Fig. 11. Urosome, face ventrale. — Fig. 12. Antennule — Fig. 13. Antenne. — Fig. 14. Maxillipède — Fig. 15. Patte I. — Fig. 16. Rostre. — Fig. 17 Patte II. — Fig. 18. Patte IV.

trapézoïdal. Urosome IV muni, à sa face ventrale, de 2 rangées latérales de fortes épines entre lesquelles existent des épines plus fines; en avant de cette rangée, se trouve une rangée secondaire

[1] Dédiée à M. M. Rose, chef de travaux pratiques de l'Université d'Alger, à qui je dois de précieux conseil au début de mes études sur les Harpacticides marins.

d'épines plus petites. Urosome V égal au précédent, muni d'épines à la base de la furca; opercule anal arqué, spinuleux. A la face dorsale, les segments de l'urosome portent une rangée postérieure de spinules fines et serrées. Branches de la furca un peu plus longues que larges, avec des soies normales.

Antennule à 6 articles, remarquablement élancée et nue. Les articles sont dans les rapports: 14, 23, 20, 6, 3, 12, le 2me étant le plus long; le 4me article court, portant une bandelette sensorielle; le dernier article de nouveau allongé; l'antennule est colorée en rouge intense par des granulations internes.

Antenne: le 1er article long, le 2me portant 2 épines, 3 soies et un tubercule épineux. Exopodite court, large, à 4 fortes soies.

Mandibule: sans dent au talon masticateur, palpe uniarticulé à 4 soies.

Maxillipède II assez puissant; main renflée; griffe longue et courbée.

Patte I: extrêmement grêle et longue. Exopodite à 2 articles, le 2me muni de 5 soies, inséré plus bas que l'endopodite et près de 3 fois plus court que ce dernier. 1er article de l'endopodite long et grêle, le 2me petit, la griffe longue, presque droite.

Patte II: endopodite égal aux 2 articles basaux de l'exopodite. Aux articles terminaux il y a 5 soies (endopodite) ou 6 soies (exopodite).

Patte III: endopodite plus court comparativement que dans la patte II. Aux articles terminaux il y a 6 soies (endopodite) ou 7 soies (exopodite).

Patte IV: endopodite égal au basal de l'exopodite, muni de 5 soies dont une fortement dilatée en cône à sa base et velue. Exopodite portant 7 soies à son article terminal.

Patte V: ressemblant à celle de *L. typhlops* G. O. Sars. Lobe interne rectangulaire, allongé, égal au tiers ou au quart du distal, et porteur de 2 soies apicales et 1 marginale interne. Distal long et étroit, portant 3 soies à la marge externe, 1 à l'apex, 1 grande à la marge interne.

Longueur: 0^{mm},45. Couleur: blanc-grisâtre avec 2 taches rouges sur le métasome et les antennules rouges.

Trouvée à 35 à 40 m de profondeur, vis-à-vis du cap des Abeilles, parmi les cailloux ramenés par le chalut.

MALE inconnu.

Genre *Tryphoema* nov. gen. [1]

Ce nouveau genre, très caractérisé par ses exopodites biarticulés, se place dans la famille des *Cletodidae* entre les genres *Rhizothrix* Br. et Rob., et *Huntemannia* Poppe.

Corps cylindrique, à chitine molle; les segments génitaux séparés chez la femelle. Un œil. Un rostre lamellaire. Antennule courte, à nombre d'articles réduit. Antenne à exopodite bien développé, uniarticulé. Palpe mandibulaire à 2 articles, unilobé (comme dans le g. *Rhizothrix*). Palpe maxillaire à 2 lobes. Maxillipède I à fort crochet et 2 lobes.

Patte I: exopodite à 3 articles; endopodite à 2 articles. Pattes II à IV: exopodite à 2 articles, endopodite à 1 article, comme dans le genre *Huntemannia*. Patte V: lamellaire, à 2 articles; les 2 lobes internes sont soudés sur la ligne médiane, même chez la femelle.

3. *Tryphoema porca* nov. sp.

(Fig. 20 à 32.)

Femelle. Corps vermiforme, cylindrique, à chitine molle, finement et régulièrement ponctuée sur toute sa surface. Pas de délimitation nette entre le métasome et l'urosome. Céphalosome prolongé en rostre. Premier segment égal aux trois suivants. Ceux-ci à peu près égaux; le diamètre des segments diminue jusqu'au dernier. Pas d'ornementation. Furca à branches coniques, plus larges à la base que longues, à soies rudimentaires.

Antennule à 4 articles, le dernier muni d'une énorme épine pectinée, simulant un 5me article. Des épines pectinées plus petites aux 2me, 3me, 4me articles; en outre. des soies simples ou plumeuses.

Antenne à 2 articles, l'apical court portant une grosse soie pectinée, une autre en scie, et 2 grosses soies géniculées. Exopodite assez fort, à 1 article, avec 1 soie basale et 3 apicales.

Mandibule: talon masticateur fort, avec quelques dents mousses. Palpe long, biarticulé. *Maxille* faible, son palpe bilobé. *Maxillipède I* avec 2 lobes et 1 fort crochet. *Maxillipède II* à main ovale, à crochet fort.

[1] Du légendaire pays de Tryphème.

Patte I: exopodite triarticulé, l'article proximal long, inerme, à surface hérissée; le médian plus court, avec une épine; le distal plus court encore avec une épine et 2 grosses soies molles, termi-

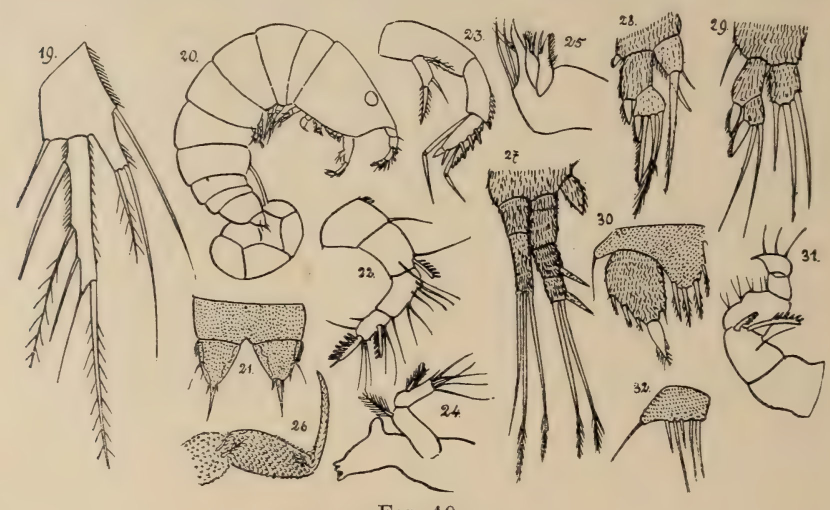


Fig. 19.
Laophonte rosei nov. sp.
Patte V.

Fig. 20–32.
Tryphoema porca n. g. n. s.
Fig. 20. Femelle ovigère. — Fig. 21. Furca. — Fig. 22. Antennule. — Fig. 23. Antenne. — Fig. 24. Mandibule. — Fig. 25. Maxillipède I. — Fig. 26. Maxillipède II. — Fig. 27. Patte I. — Fig. 28. Patte II. — Fig. 29. Patte IV. — Fig. 30. Patte V. — Fig. 31. Antennule ♂. — Fig. 32. Patte V ♂.

nées en pinceau. Endopodite à 2 articles, le premier inerme, le 2me muni de 3 soies. Cette première patte ressemble à celle de *Rhizothrix curvata.*

Pattes II à *IV* très semblables entre elles. Exopodite à 2 articles, armés de larges épines pectinées; les articles sont courts, le 2me porte 2 épines et 2 soies, sauf à la patte IV où manque une épine. Endopodite uniarticulés, portant 3 grosses soies; à la patte II l'une des soies est très petite.

Patte V: les 2 lobes internes soudés sur la ligne médiane, portant 4 courtes soies. Distal irrégulièrement ovale, un peu plus long que large, armé à l'apex d'une courte et large soie plumeuse, à la marge externe de 3 petites soies, à l'interne d'une soie minuscule.

Un sac d'œufs suspendu par un funicule.

Longueur: $0^{mm},35$ à $0^{mm},40$. Couleur: jaune-rougeâtre.

Male. Plus petit ($0^{mm},3$) que la femelle. Il n'y a de différences que dans l'antennule et la cinquième patte.

Antennule: à 5 articles, le dernier en crochet, fortement préhensile.

Patte V: lamellaire, à un article, en trapèze, muni de 6 soies.

Tryphoema porca est une espèce psammophile, fouisseuse; elle s'est trouvée en assez grande quantité dans le sable de la plage de Banyuls, en compagnie de *Canuella perplexa* Sc. et de *Asellopsis duboscqui* Monard.

4. *Enhydrosoma sordidum* nov. sp.

(Fig. 33 et 34.)

Le genre *Enhydrosoma* Boeck comprenait jusqu'ici 3 espèces: *curticaudatum* Boeck; *propinquum* Brady; *longifurcatum* Sars. Il est

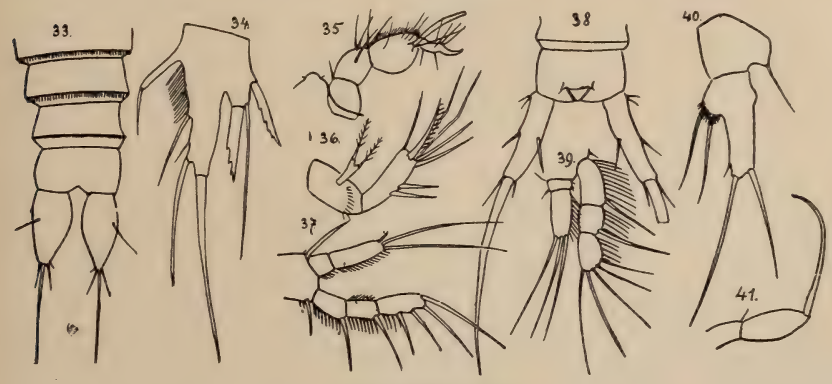


Fig. 33 et 34.

Enhydrosoma sordidum nov sp.

Fig. 33. Urosome. — Fig. 34. Patte V.

Fig. 35–41.

Enhydrosoma migoti nov. sp.

Fig. 35. Rostre et Antennule. — Fig. 36. Antenne. — Fig. 37. Patte I. — Fig. 38. Furca. — Fig. 39. Patte III. — Fig. 40. Patte V. — Fig. 41. Maxillipède II.

surtout caractérisé par le développement de l'exopodite de l'antenne. J'ai trouvé, à Banyuls, 2 formes nouvelles de ce genre; la première, *E. sordidum*, caractérisée par la soudure des 2 articles de

la patte V, est très voisine de *E. propinquum* Brady; la seconde, dont je n'ai trouvé que le mâle, s'écarte notablement des 4 autres espèces.

FEMELLE. Forme de *E. propinquum.* Antennule et antenne comme dans cette espèce, mais un peu plus grêles. Pièces orales et pattes II à IV semblables à celles de *E. propinquum.* Patte I munie de 5 soies au distal de l'exopodite (4 dans *propinquum*). Patte V extrêmement caractérisée par la soudure des 2 articles. Le lobe interne porte 2 soies larges, dentelées sur une marge, et 1 soie fine et longue. Le lobe externe est grêle, allongé et porte 1 soie. Le lobe moyen (distal) est allongé et porte une très longue soie apicale et 2 soies courtes.

Furca aussi longue que les 2 derniers segments de l'urosome, renflée au milieu.

Ainsi, 3 caractères permettent de distinguer *E. sordidum* de *E. propinquum:* la furca, plus longue; la patte V, d'une pièce; la patte I à 5 soies au distal de l'exopodite.

Longueur: $0^{mm},5$. Sac d'œufs très volumineux.

Espèce fouisseuse, trouvée dans la vase noire du port du Laboratoire Arago.

5. *Enhydrosoma migoti* [1] nov. sp.

(Fig. 35 à 41.)

MALE. Corps cylindrique, atténué en arrière, à segments nettement séparés par des strictions; les derniers resserrés en leur milieu. Rostre large et plat, à côtés sinueux. Segment céphalique égal aux 3 segments suivants; tous les segments libres à peu près égaux en longueur. Ornementation réduite à quelques dents arrondies, espacées, disposées irrégulièrement sur la marge postérieure des segments du métasome; à la face ventrale, des soies serrées aux segments II, III, IV de l'urosome. Opercule anal de forme caractéristique, arqué, muni de 2 tubercules latéraux. Furca allongée, grêle, égale aux 2 derniers segments, à branches divergentes; une seule soie apicale bien développée, accompagnée de 2 autres minuscules.

Antennule fortement préhensile, à 5 articles, le dernier crochu.

Antenne: 2 articles puissants; exopodite à 1 article portant 2 soies; distal armé de 4 épines.

[1] Espèce dédiée à M. A. MIGOT, préparateur du laboratoire Arago, à Banyuls.

Pièces orales: le maxillipède II a un crochet très long.

Patte I: exopodite longuement spinuleux, le 3me article plus long que les précédents, muni de 4 appendices. Endopodite plus court que l'exopodite, à 2 articles, le 1er court et inerme, le 2me armé de 2 longues soies et d'une courte épine.

Patte II: semblable à la précédente, mais 2 soies seulement à l'endopodite.

Pattes III et *IV:* les distaux des exopodites portent 5 soies; les endopodites 3 (Patte III) ou 2 (Patte IV) soies.

Patte V. Proximal dépourvu de lobe interne. Distal allongé, muni à sa base d'une expansion ciliée à 2 soies, à son sommet de 2 soies, à sa marge externe, d'une courbure caractéristique.

Longueur: 0mm,4, sans les soies de la furca. Couleur: grise.

Vit dans la boue du vivier du Laboratoire; rampe et nage avec des mouvements très caractéristiques.

6. *Robertsonia diademata* nov. sp.

(Fig. 42 à 46.)

Espèce très voisine de *R. tenuis* Brady, s'en distinguant par l'endopodite de la patte 1, qui est beaucoup plus long que l'exo-

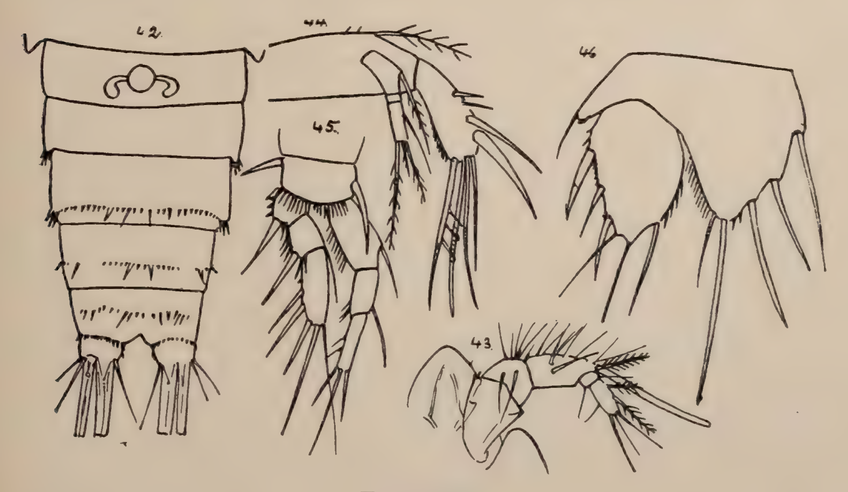


Fig. 42–46.

Robertsonia diademata nov. sp.

Fig. 42. Urosome. — Fig. 43. Antennule. — Fig. 44. Antenne. — Fig. 45. Patte I. — Fig. 46. Patte V.

podite, par le distal de la patte V, qui porte 6 soies au lieu de 5, et par l'exopodite de l'antenne qui a 3 articles.

Femelle. Corps assez large, à peine rétréci en arrière. 1er segment arrondi en avant, plus long que le tiers de la longueur totale. Urosome égal aux 2/5 de la longueur totale, ses 5 segments à peu près égaux; à la face ventrale, les segments III, IV, V portent des épines irrégulières; à la face dorsale, il y a des peignes latéraux aux segments I, II, III. Furca très courte; les soies bien développées. Rostre arrondi, bien délimité à sa base.

Antennule: à 5 articles, densément spinuleuse; le 3me article le plus long. Rapports des longueurs: 12, 7, 13, 3, 8.

Antenne: 1er article allongé; 2me article portant de grosses épines et des soies géniculées. Exopodite bien développé, à 3 articles, le 2me court et inerme, le 3me muni d'une soie latérale et de 3 apicales.

Patte I: endopodite plus long que l'exopodite, préhensile, triarticulé; le 1er article le plus long, le médian le plus court. Exopodite égal aux deux premiers articles de l'endopodite, triarticulé, fortement spinuleux; au distal, il y a 5 soies ou épines.

Patte II: endopodite plus court que l'exopodite; une seule soie au médian; 3 soies et 1 épine au distal. Exopodite ayant 4 épines et 3 soies (dont une très réduite) à son distal.

Patte III: ressemble à la précédente, mais 2 soies au médian de l'endopodite et 6 soies à son distal. 7 soies ou épines au distal de l'exopodite.

Patte IV: endopodite très court. Aux derniers articles il y a 5 (endopodite) et 8 (exopodite) appendices.

Patte V: à 2 articles. Lobe interne du proximal large, presque aussi long que l'article distal, à 5 soies, l'apicale la plus longue, l'externe courte, les 3 internes moyennes et égales entre elles. Distal ovale, à 6 soies, les 2 apicales fines et longues, les autres plus grosses et à peu près égales.

Champ génital: un disque large d'où partent 2 bandes courbées; il affecte la forme d'un diadème, d'où le nom de l'espèce.

Longueur: 0mm,5. Couleur: pâle.

Trouvée devant Banyuls, à 35 à 40 m. de fond.

Vol. 33, nº 21. — Juillet 1926.

Un cas de monstruosité chez un Poulet

par

Maurice JAQUET

Avec 3 figures dans le texte.

En mars 1925, grâce à l'obligeance de M. le professeur FUHRMANN, j'obtins un petit Poulet monstrueux, laissant distinguer à première vue, une tête, un cou, un tronc, une paire d'ailes et deux paires de pattes. J'avais eu l'occasion de le voir vivant, trottinant avec ses congénères légèrement plus grands que lui. Des plumes embryonnaires recouvraient son corps dont l'extrémité postérieure se prolongeait en deux pattes supplémentaires très rapprochées l'une de l'autre à la base et recouvertes de plumes jusqu'au tarse. Elles ne servaient aucunement à la marche et le Poulet les traînait, pour ainsi dire, après lui, les extrémités ne touchant pas terre. Ces membres pliés, l'articulation tibio-tarsienne décrivait un angle à sommet antérieur, la paume des pattes dirigée en avant. Les deux appendices avaient donc la position qu'auraient les pattes d'un Poulet accolé par le croupion au croupion d'un Poulet placé devant lui (fig. 1).

L'enlèvement des plumes met en évidence sur la face dorsale de la région postérieure une éminence constituée par quelques étuis d'où partent des filaments de plumes embryonnaires. Un peu au-dessous existe une ouverture longitudinale de trois millimètres, dont la lèvre supérieure est plus saillante. Un orifice semblable se retrouve de l'autre côté du corps, au même niveau. La dissection révèla dans chacun de ces organes un rudiment d'anus consistant en une simple dépression de la peau.

Les deux pattes postérieures, un peu plus petites que les antérieures, frappent par leur maigreur; elles sont réduites au squelette recouvert de très peu de tissu musculaire et par la peau. Les régions pelvienne et caudale sont séparées du croupion du Poulet normal par un étranglement formé d'une croûte couverte de plumes accolées. Il semble que nous avons affaire, dans cette monstruosité, à un parasite réduit au train de derrière soudé à l'extrêmité postérieure d'un Poulet à peu près normal.

L'enlèvement de la peau et des muscles de la paroi abdominale met à découvert quelques-uns des viscères (fig. 2). Un jabot bien développé (*a*), au devant duquel s'allongent les thyroïdes, est par-



Fig. 1.
Poulet après l'enlèvement des plumes.

tiellement encadré par les clavicules. Puis viennent les muscles pectoraux (*b*) qui recouvrent le sternum laissant émerger deux lobes hépatiques (*c*). De chaque côté du plan médian sont disposées trois anses intestinales se recourbant vers le dos. Latéralement fait saillie, à droite et à gauche, une masse allongée; la dureté de celle de gauche laisse supposer un gésier (*d*), tandis que celle de droite est le rectum. La région postérieure de l'abdomen loge quelques

méandres intestinaux (*e*) serrés les uns contre les autres et formant un cône à base antérieure.

Le déroulement du tube digestif (fig. 3) ne fait apparaître aucune anomalie jusqu'au gésier unique normalement situé (*e*). Le duodénum décrit sa courbe ordinaire entourant le pancréas. L'intestin

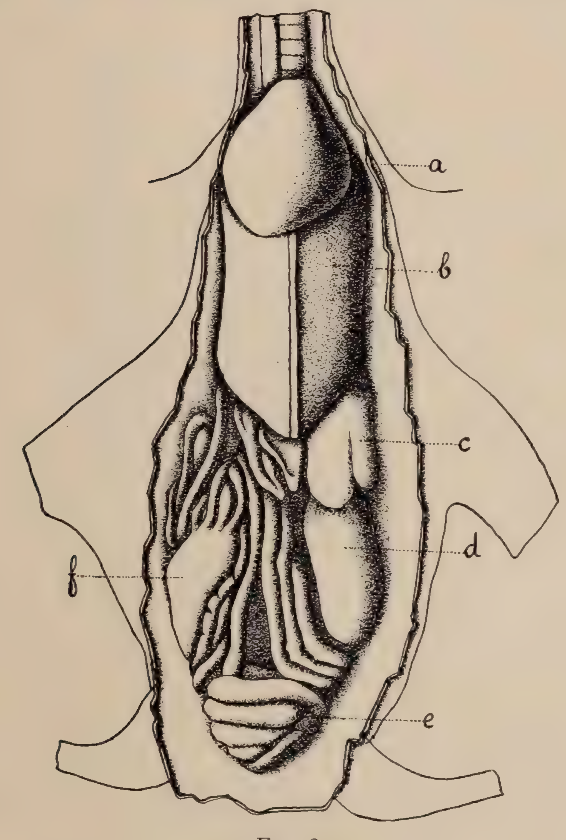


Fig. 2.

Poulet dont la peau de la face ventrale est enlevée: *a* = jabot; *b* = muscles pectoraux; *c* = foie; *d* = gésier; *e* = anses intestinales; *f* = rectum.

détache un peu plus loin que le milieu de sa longueur, du sommet d'une anse, un caecum (*g*) long de quatre centimètres et demi sur cinq millimètres de large. Il se termine tellement brusquement qu'on le croirait sectionné transversalement. Il n'en est rien, et son intérieur renferme des substances semblables à celles qui dis-

tendent le rectum. L'extrémité de l'intestin s'ouvre sur la poche (*h*) située du côté gauche du dessin à la même hauteur que le gésier. Cet organe, qu'à première vue, on serait tenté de prendre pour un cloaque, vu ses dimensions, vingt-six millimètres de long sur treize de large à son milieu, est le rectum dilaté à l'excès par des résidus d'aliments accumulés pendant une dizaine de jours. Il est séparé

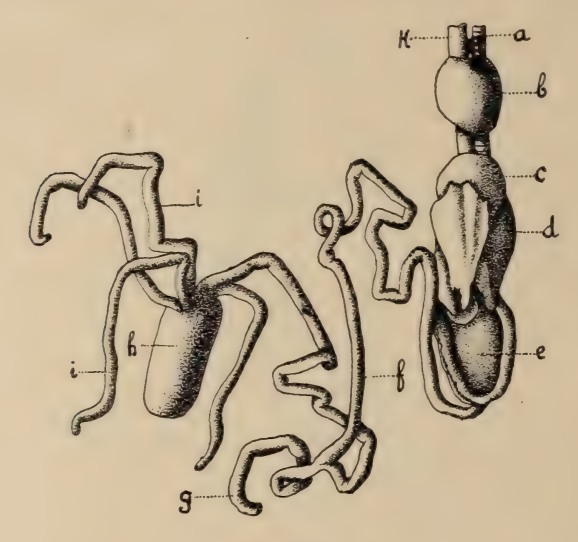


FIG. 3.
Tube digestif déroulé: *a* = trachée-artère; *b* = jabot; *c* = cœur; *d* = foie; *e* = gésier; *f* = intestin; *g* = caecum intestinal; *h* = rectum; *i* = caecums s'ouvrant sur le rectum; *k* = œsophage.

de l'intestin par une valvule circulaire en arrière de laquelle se détachent quatre volumineux caecums *(i)* accolés entre eux en décrivant plusieurs sinuosités. Les extrémités proximales de ces tubes sont groupées deux à deux, une paire est ventrale, l'autre dorsale. Chacun de ces prolongements ne mesure pas moins de quatre centimètres et demi. Il est curieux de constater la présence de quatre caecums, chiffre correspondant au nombre de caecums de deux Poulets, alors qu'il n'y a qu'un intestin. Faut-il interpréter le tronçon *g* comme le reste de l'intestin du parasite ? La cavité du rectum se rétrécit brusquement en arrière et s'ouvre sur un cloaque assez réduit, fermé en cul-de-sac.

Vol. 33, nº 22. — Novembre 1926.

Les types d'Hyménoptères de Tournier,

du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

II[1]

Genres *Planiceps* Latreille, *Aporus* Spinola et *Evagetes* Lepeletier.

par

G. MONTET

avec 14 figures dans le texte.

Tournier a décrit[2], sous le nom générique de *Planiceps*, une seule espèce nouvelle: *P. helveticus* Tourn. qui n'est qu'une variété de *P. fulviventris* Costa.

Par contre, parmi les espèces nouvelles que Tournier fait rentrer dans le genre *Aporus*, une partie appartient au genre *Planiceps*. Ce sont: *A. tibialis* Tourn., *A. marqueti* Tourn. et *A. gracilis* Tourn. dont nous faisons des synonymes de *P. fulviventris* Costa var. *pollux* Kohl.

Le vrai genre *Aporus* est représenté dans la collection Tournier par *Aporus costae* Tourn. (= *A. unicolor* Spin.) et par *A. radoszkowskii* Tourn.

Enfin Tournier crée quatre espèces d'*Evagetes: E. niger* Tourn., *E. filicornis* Tourn. et *E. grandis* Tourn. qui sont de bonnes espèces, et *E. sabulosus* Tourn., synonyme de *E. bicolor* Lep.

Nous avons décrit et figuré dans ce travail, comme termes de comparaison, deux espèces qui ne sont pas de Tournier: *Planiceps fulviventris* Costa var. *pollux* (Kohl) et *Evagetes bicolor* Lep.

[1] Voir: Rev. Suisse de Zool. Vol. 32, p. 215, 1925.
[2] L'Entomologiste genevois, 1889.

Planiceps fulviventris Costa var. **helveticus** Tourn.

Syn.: *Planiceps helveticus.* Tournier, 1889, p. 139, ♀.
Pompilus helveticus. Dalla Torre, 1897, p. 294.
Planiceps fulviventris. Ferton, 1897, p. 120.
Planiceps pollux. Schulz, 1911, p. 64.
Planiceps fulviventris var. *helveticus.* Berland, 1925, p. 278, ♀.

4 ♀, Genève, Midi de la France.

Femelle. Diagnose. Longueur totale: 9^{mm} à 11^{mm}; ailes 7^{mm}.

Espèce robuste. Tête plate. Chaperon moins court que chez *P. latreillei*, occupant environ le $^1/_7$ de la longueur totale de la tête. Deuxième article du flagellum pas tout à fait deux fois plus long que le premier. Pronotum un peu plus long que large.

Tête, thorax et pattes noirs; thorax couvert, sur les côtés, d'un revêtement argenté, soyeux. Les trois premiers arceaux abdominaux sont d'un rouge-brun, ombrés à leur bord postérieur. Le premier arceau ventral est rouge également. Extrémité de l'abdomen foncée. Ailes brunes à extrémités sombres, nervures plus foncées.

Voici la diagnose que Tournier a donnée de cette espèce:

« Chaperon très court, mais cependant un peu moins court que chez l'espèce précédente (*P. latreillei*); il est faiblement plus long que n'est large le premier article des antennes; celles-ci paraissent insérées sur le bord postérieur du chaperon. La face de la tête est prolongée entre les antennes en une pointe plate, arrondie au bout. »

Tête aussi longue que large, très aplatie en dessus. Chaperon mesurant environ le $^1/_7$ de la longueur totale de la tête ; il est plan, à bord antérieur droit, largement arrondi sur les côtés (fig. 1*a*), et séparé des antennes par une faible dépression. Yeux longs, parallèles, à bord interne légèrement concave. Un fin sillon court entre les antennes. Le vertex est coupé droit. Ocelles au bord du vertex; les ocelles postérieurs sont plus écartés l'un de l'autre qu'ils ne le sont des yeux.

De profil (fig. 1*b*), les yeux sont plus de trois fois plus longs que larges; le front est plan, les tempes, assez développées, le vertex court. Les mandibules n'ont qu'une seule dent interne; leur base n'atteint pas tout à fait les yeux.

Les antennes (fig. 1*c*) sont d'épaisseur moyenne. Le scape est quatre fois plus long que le premier article du flagellum; celui-ci est aussi large que long; le deuxième article n'est pas tout à fait deux fois plus long que le premier; le troisième est légèrement plus long que le deuxième et le quatrième, que le troisième.

Pronotum un peu plus long que large; sa partie dorsale, plane, est mal délimitée en avant, la partie antérieure s'inclinant mollement sur le cou. Côtés presque parallèles, bord postérieur droit, mais brusquement infléchi de chaque côté où il forme un lobe latéral assez développé (fig. 1*d*). Les côtés sont coupés à angle vif sur la partie dorsale (fig. 1*e*). Le pronotum n'atteint pas le double

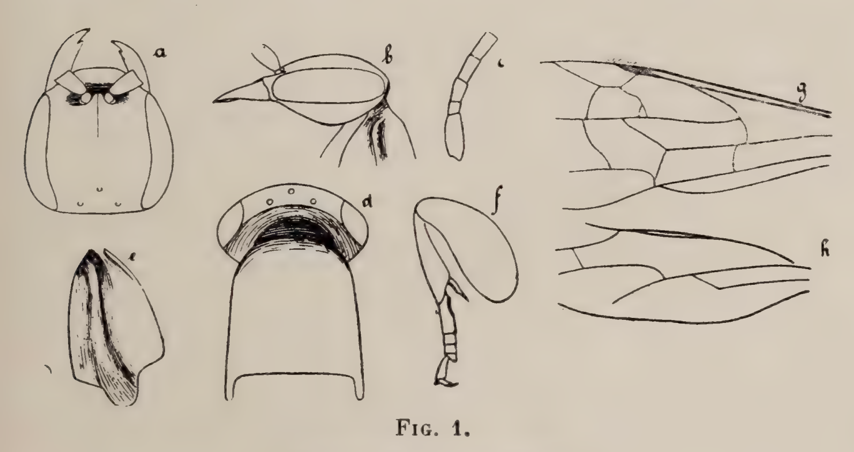


Fig. 1.

Planiceps helveticus Tourn.

= *Planiceps fulviventris* Costa var. *helveticus* Tourn. ♀.

a = tête, de face, × 9; *b* = tête, de profil, × 8 ½; *c* = antenne, × 9 ½; *d* = pronotum, de dessus, × 8 ½; *e* = pronotum, de profil, × 7 ½; *f* = patte antérieure, × 9; *g* = aile antérieure, × 9 ½; *h* = aile postérieure, × 9.

de la longueur du mésonotum; celui-ci est presque carré. Scutellum large. Le segment médian est de $^{1}/_{3}$ plus large que long, brusquement tronqué en arrière et sur les côtés. La partie horizontale porte un sillon médian. Abdomen largement fusiforme; premier arceau dorsal long; son bord postérieur est échancré.

Hanches antérieures longues. La surface des hanches sur laquelle s'applique le fémur est plane. Le fémur est deux fois plus long que large, le tibia, long comme les $^{3}/_{4}$ du fémur, le tarse, court et épais.

Le premier article du tarse I[1] n'atteint pas le $^1/_3$ de la longueur du tibia; les deuxième, troisième et quatrième articles des tarses, pris ensemble, sont plus courts que le premier (fig. 1*f*).

Les hanches moyennes et postérieures ont la surface correspondant à celle du fémur canaliculée. La plus grande des épines des tibias postérieurs atteint au moins la moitié de la longueur du métatarse.

A l'aile antérieure, la première cubitale transverse est très incurvée; le bord radial de la deuxième cellule cubitale n'atteint pas le tiers de la longueur du bord cubital; la première récurrente aboutit sur la cubitale avant le milieu de la cellule, la deuxième, un peu au delà de la deuxième cubitale transverse ; le nervule rejoint la médiane au delà de la basale (fig. 1*g*). A l'aile postérieure, la cubitale prend naissance sur la médiane, bien au delà de la transverso-anale; cette dernière veine est courte, oblique (fig. 1*h*).

Planiceps helveticus Tourn. est très voisin de *P. pollux* (Kohl). L'habitat des deux espèces est peu différent, les exemplaires de *P. pollux* provenant du Midi de la France et de l'Espagne, ceux de *P. helveticus*, du Midi de la France et de Genève. On ne peut cependant les identifier entièrement. La taille de *P. helveticus* est plus forte, plus robuste, le clypeus légèrement plus long; la deuxième veine récurrente et le nervule ne sont pas dans le prolongement de la deuxième cubitale transverse et de la basale comme dans *P. pollux* type, mais en sont un peu écartés [2].

Enfin, le deuxième article du flagellum est un peu plus long.

Planiceps pollux (Kohl) peut être considéré comme une variété de *P. fulviventris* Costa (Schulz en fait une sous-espèce). *Planiceps helveticus* serait une autre variété de *P. fulviventris*.

Planiceps fulviventris Costa var. **pollux** (Kohl).

Syn.: *Pompilus pollux*. Kohl, 1884, p. 33, pl. II.
» » Kohl, 1888, p. 150, pl. 4, fig. 23, 26, 28, ♀.
» » Tournier, 1889, p. 58, 59.
Aporus tibialis. Tournier, 1889, p. 60 et 140, ♀.
Aporus marqueti. Tournier, 1889, p. 140, ♀.
Aporus gracilis. Tournier, 1889, p. 61-62, ♀♂, p. 140, ♀.

[1] Les chiffres romains I, II et III désignent ici les trois paires de pattes.

[2] Comparaison faite avec un exemplaire de *pollux* déterminé par Kohl; chez d'autres exemplaires, ces deux veines ont la même position que chez *helveticus*.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Prière de remplacer dans le fascicule 5 et dernier du volume 33, Décembre 1926, les pages 637-638 — 643-644 par la feuille incluse.

Pompilus pollux. Dalla Torre, 1897, p. 312.
Pompilus macrurus. Dalla Torre, 1897, p. 299.
Pompilus marqueti. Dalla Torre, 1897, p. 300.
Pompilus tritos. Dalla Torre, 1897, p. 328.
Planiceps (Aporus) pollux. Schmiedeknecht, 1907, p. 274.
Planiceps fulviventris ssp. *pollux.* Schulz, 1911, p. 64.

11 ♀ (une ♀ déterminée par Kohl lui-même, servant de type), Barcelone; 2 ♂, Catalogne et Midi de la France.

Femelle. Diagnose. Longueur totale: 8mm,5 à 11mm; ailes: 5mm à 7mm.

Tête plate, vertex tronqué; chaperon long comme le 1/8 environ de la tête entière; yeux au moins trois fois plus longs que larges. Fémurs antérieurs deux fois plus longs que larges; deuxième veine récurrente et nervule presque dans le prolongement de la deuxième cubitale transverse et de la basale; cubitale de l'aile postérieure prenant naissance sur la médiane, bien au-delà de la transverso-anale.

Noir, pattes noires, tarses bruns; les trois premiers arceaux dorsaux rouge-brun en dessus et en dessous, teintés de noir dans la partie postérieure. Le corps est revêtu d'une pubescence cendrée-fauve, blanchâtre sur les côtés du segment médian et sur les hanches. Ailes brunes, plus foncées à l'extrémité.

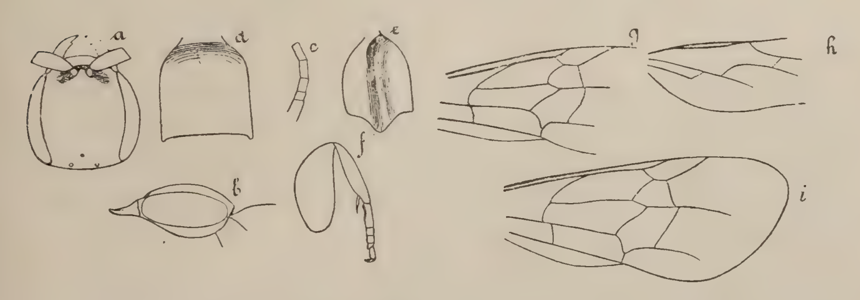


Fig. 2.

Planiceps pollux Kohl

= *Planiceps fulviventris* var. *pollux* Kohl ♀.

a = tête, de face, × 9; *b* = tête, de profil, × 8 ½; *c* = antenne, × 10; *d* = pronotum, de dessus, × 9 ½; *e* = pronotum, de profil, × 9 ½; *f* = patte antérieure, × 9; *g* = aile antérieure, × 10 ½; *h* = aile postérieure, × 9; *i* = aile antérieure d'un autre individu, × 11.

Tête aussi longue que large; sa partie postérieure a un contour un peu quadrangulaire. Chaperon arrondi en avant; mandibules avec une seule dent interne; leur base atteint presque les yeux. Yeux parallèles, prolongés jusqu'au bord du vertex (fig. 2*a*). Vertex tronqué, front à peine bombé, tempes modérément développées (fig. 2*b*). Le deuxième article du fouet mesure les deux tiers de la longueur du troisième; celui-ci est plus court que les deux premiers pris ensemble (fig. 2*c*).

Le pronotum est moins large que la tête, dans la proportion de quatre à cinq; il est plan, coupé sur les côtés à angles vifs, mais arrondi dans la partie antérieure (fig. 2*e*); bord postérieur droit (fig. 2*d*). Le pronotum est plus long que le reste du thorax jusqu'au segment médian; il est plus long que large, si on le mesure jusqu'à la tête. Segment médian plus large que long, arrondi.

Fémurs antérieurs deux fois plus longs que larges (fig. 2*f*). Le tibia et le métatarse atteignent ensemble à peu près la longueur du fémur; les deuxième, troisième et quatrième articles du tarse, pris ensemble, atteignent la longueur du métatarse; griffes fortes.

Deuxième cellule cubitale étroite sur la radiale. La deuxième veine récurrente aboutit sur la médiane légèrement au delà de la deuxième cubitale transverse; quant au nervule, chez l'individu déterminé par Kohl, il se trouve dans le prolongement de la basale (fig. 2*g*); chez d'autres, il est légèrement au delà (fig. 2*i*).[1]

La veine cubitale de l'aile postérieure prend toujours naissance sur la médiane, bien au delà de la transverso-anale, qui est oblique, mais courte.

Kohl n'admet pas le genre *Planiceps* et place son espèce *pollux* dans le genre *Pompilus*. Tournier en fait un *Aporus*, à cause de sa tête moins aplatie que chez *P. latreillei* et de ses antennes un peu différentes. Schulz enfin, considère *P. pollux* comme une sous-espèce de *P. fulviventris* Costa.

Les trois espèces de Tournier, *Aporus tibialis*, *marqueti* et *gracilis* appartiennent aussi au groupe de *Planiceps fulviventris* Costa. Elles sont moins caractérisées que *P. helveticus* et, n'étant représentées chacune que par un exemplaire en assez mauvais état,

[1] Ce caractère appartient à *latreillei* et à *helveticus*; les individus de *pollux* qui le possèdent ne se distinguent des autres par aucune autre différence.

la question de leur individualité, sinon comme espèces, au moins comme variétés, est délicate à trancher. DALLA TORRE (1897) les a maintenues comme espèces distinctes sous les noms de *Pompilus macrurus (tibialis)*, *marqueti* et *tritos (gracilis)* (Tourn.). Elles sont très voisines de *P. pollux* (Kohl); il semble qu'on peut, comme SCHULZ (1911) l'a fait, les considérer comme synonymes de *pollux* Kohl.

L'*Aporus tibialis* de TOURNIER (1 ♀, Genève, longueur totale: 8mm, 5: ailes: 7mm, 5.) a le bord radial de la deuxième cellule cubitale étroit; la deuxième récurrente s'insère sur la cubitale légèrement en dehors de cette cellule; le nervule rejoint la médiane au delà de la basale. La transverso-anale de l'aile postérieure est oblique, courte, rectiligne; la cubitale est insérée sur la médiane, bien au delà de la transverso-anale (fig. 3 *a* et *b*).

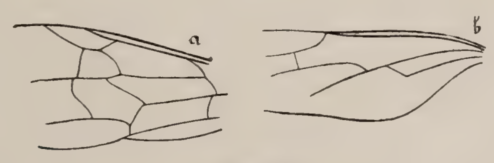


FIG. 3.

Aporus tibialis Tourn.
= *Planiceps fulviventris* Costa var. *pollux* Kohl ♀.

a = aile antérieure, × 11; *b* = aile postérieure, × 11 ½.

Comme l'observe SCHULZ, la coloration des premiers arceaux dorsaux est uniforme, d'un rouge brun; l'extrémité de l'abdomen est noire. Les arceaux étant en partie rentrés les uns dans les autres, il est difficile de préciser la limite de la teinte brune; elle a l'air de s'étendre jusqu'au quatrième segment. Le premier arceau ventral et la partie antérieure du deuxième sont d'un rouge plus clair.

TOURNIER a donné de cette espèce une description détaillée. Il signale sa ressemblance avec *Aporus bicolor* Spin. *Aporus tibialis* s'en distingue cependant par des caractères qui appartiennent au genre *Planiceps:* pronotum allongé, tête plate, fémurs antérieurs renflés. Un peu plus petite que *P. helveticus*, elle a les fémurs moins puissants. Elle est plus robuste que *P. pollux*, avec les antennes légèrement plus épaisses. La coloration est celle de *P. pollux*.

Aporus marqueti Tourn., (1 ♀, Béziers. Longueur totale: 9^{mm}; ailes: 6^{mm}.) représenté par un exemplaire unique, ne se distingue guère de *Planiceps pollux* (Kohl) que par la coloration des premiers arceaux dorsaux de l'abdomen, qui sont d'un rouge plus vif.

Tournier marque une différence dans la forme des tibias antérieurs chez *tibialis* et *marqueti* d'une part, *gracilis* et *nigricauda* Costa, de l'autre. Ils seraient renflés en massue chez les premiers seulement. Cette différence est peu marquée, mais *P. tibialis* et *P. marqueti* ont, en effet, l'extrémité inférieure des tibias légèrement plus large que *P. gracilis*.

Nous n'avons pu trouver de différence dans la longueur relative des articles de l'antenne chez *P. marqueti* et chez *P. pollux*; le quatrième article est plus court que les deux précédents pris ensemble et c'est par erreur que Tournier le déclare plus long. Les antennes de *P. marqueti* semblent légèrement plus épaisses que celles de *P. pollux*.

La nervation des ailes n'est pas plus caractéristique. La deuxième cellule cubitale est très étroite sur la radiale, la deuxième veine récurrente presque dans le prolongement de la deuxième cubitale transverse; nervule légèrement au delà de la basale. A l'aile postérieure, la cellule anale est fermée par une nervure courte, presque droite. La cubitale prend naissance sur la médiane à une distance de la cellule anale égale à la longueur de la transverso-anale.

Tournier n'a pas décrit cette espèce, dont il ne donne que quelques caractères dans un tableau de détermination.

Aporus gracilis Tourn. 1 ♀, 1 ♂, Genève. *Femelle.* Longueur totale: 6^{mm}; ailes: 5^{mm}. Corps noir; pattes tirant un peu sur le brun. Les trois premiers arceaux dorsaux sont d'un brun uniforme. Comme Tournier l'a indiqué, les tibias sont plus grêles que chez *A. tibialis* et *A. marqueti* (fig. 4). Quant aux légères différences dans les longueurs relatives des articles du fouet, qu'il avait cru trouver entre ces espèces, nous n'en avons pas pu constater d'appréciables.



Fig. 4.
Aporus gracilis Tourn.
= *Planiceps fulviventris* Costa var. *pollux* Kohl ♀.
Patte antérieure × 9.

On pourrait invoquer, en faveur de l'individualité comme espèce de *P. gracilis* (Tourn.), sa taille faible et l'étroitesse de sa cellule radiale. Certains exemplaires de *P. pollux* ne sont, cependant, guère plus grands.

Tournier a décrit [1] un mâle, sous le nom d'*A. gracilis.* Mais l'identification de ce mâle étant, au dire même de l'auteur, incertaine et le mâle de *P. fulviventris* Costa var. *pollux* Kohl nous étant inconnu, il nous a paru utile de compléter la description de l'auteur. Nous remarquerons que la forme de la tête et du pronotum, de même que les mandibules tridentées, feraient de ce mâle un *Aporus* plutôt qu'un *Planiceps.*

Mâle. Diagnose. Longueur totale: $4^{mm},5$; ailes: $4^{mm},5$.

Thorax très voûté. Plaque sous-génitale étroitement triangulaire, pourvue de longs poils raides à l'extrémité.

Complètement noir, avec une pubescence argentée. Ailes claires, transparentes, irisées. Petite espèce, aux ailes dépassant l'extrémité du corps.

Tête arrondie, très convexe sur les côtés, yeux deux fois plus longs que larges, un peu plus larges en avant qu'en arrière. Le cha-

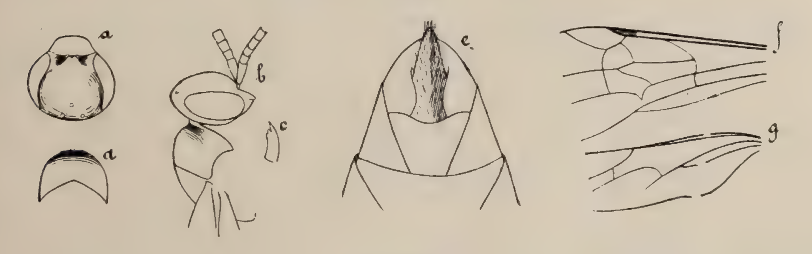


Fig. 5.

Aporus gracilis Tourn.
= *Planiceps fulviventris* Costa var. *pollux* Kohl ♂.

a = tête, de face, × 10 ½; *b* = tête et pronotum, de profil, × 10; *c* = mandibule × 12 ½; *d* = pronotum, de dessus, × 10 ½; *e* = extrémité de l'abdomen, de dessous, × 44; *f* = aile antérieure, × 10 ½; *g* = aile postérieure × 8.

peron est long, incliné et occupe $^1/_5$ environ de la longueur totale de la tête. Bord antérieur presque droit; côtés obliques, angles latéraux très arrondis. Front bombé, surélevé au-dessus du chaperon. Vertex peu prolongé en arrière des yeux; ocelles au bord du vertex (fig. 5*a* et 5*b*). Antennes épaisses; le deuxième article du fouet est un peu plus long que le premier, le troisième un peu plus long que le deuxième. Mandibules nettement tridentées (fig. 5*c*).

[1] L'Entomologiste genevois, 1889, p. 62.

Pronotum beaucoup plus large que long, très arrondi en avant, fortement échancré en arrière (fig. 5*d*).

La deuxième cellule cubitale est large sur la veine radiale; elle est aussi haute qu'elle est large à sa base; la première veine cubitale transverse est rapprochée de la sous-costale. La deuxième récurrente est dans le prolongement de la deuxième cubitale transverse et le nervule, dans le prolongement de la basale (fig. 5*f*). A l'aile postérieure, la cubitale se trouve bien au delà de la transverso-anale, qui est oblique et courte (fig. 5*g*).

Aporus unicolor Spin.

Syn.: *Aporus unicolor.* SPINOLA, 1808, p. 33, ♂.
» *bicolor.* » 1808, p. 34, ♀.
» *unicolor.* VAN DER LINDEN, 1827, p. 348, ♂.
» *bicolor.* SCHENCK, 1857, p. 221, ♀♂.
» » MAGRETTI, 1887, p. 315, ♀♂.
» » COSTA, 1887, p. 90, ♀♂.
Pompilus castor. KOHL, 1888, p. 150, pl. 4, fig. 24 et 25, ♀.
Aporus costæ = bicolor. V. d. L. non Spinola. TOURNIER, 1889, p. 140, ♀.
Aporus lugubris. VERHOEFF, 1890, p. 327, et 382, ♀.
Pompilus unicolor. DALLA TORRE, 1897, p. 329, ♀♂.
Planiceps castor. SCHULZ, 1911, p. 64.
Aporus unicolor. BERLAND, 1925, p. 280, ♀♂.

9 ♀, 7 ♂, Suisse: Genève et Valais[1].

Femelle. Diagnose. Longueur totale: 7^{mm} à 9^{mm}; longueur des ailes: 6^{mm}.

Tête arrondie, front bombé, antennes épaisses; chaperon long comme la moitié du scape. Pronotum plus large que long. Fémurs antérieurs trois fois plus longs que larges.

Tête et thorax noirs, à pubescence dorée; abdomen rouge, noir à la partie terminale, de même qu'au bord postérieur des premiers segments. Pattes brunes, plus claires vers l'extrémité. Ailes brunâtres, plus foncées au bout.

Voici la diagnose que TOURNIER donne de son *Aporus costae*: « Taille moyenne, 6^{mm} à 8^{mm}, les premiers segments de l'abdo-

[1] Les diagnoses et les descriptions de cette espèce se rapportent à une ♀ et un ♂ figurant dans la collection TOURNIER, sous le nom d'*Aporus costae* Tourn.

men d'un brun rougeâtre, parfois un peu plus foncés postérieurement; cuisses antérieures passablement renflées. »

Il distingue en outre cette espèce de celles du genre *Planiceps* par son pronotum, qui n'est pas plus long que large.

La tête est légèrement plus large que longue (fig. 6 *a*). Le front, bombé, s'incline obliquement vers le vertex, qui est arrondi et prolongé au delà des yeux. Tempes assez larges. La hauteur de la tête atteint le double de la largeur des yeux (fig. 6 *d*); ceux-ci sont environ deux fois plus longs que larges, leur bord interne est faiblement échancré. Les mandibules atteignent les yeux; elles sont rougeâtres et portent deux dents internes (fig. 6 *b*).

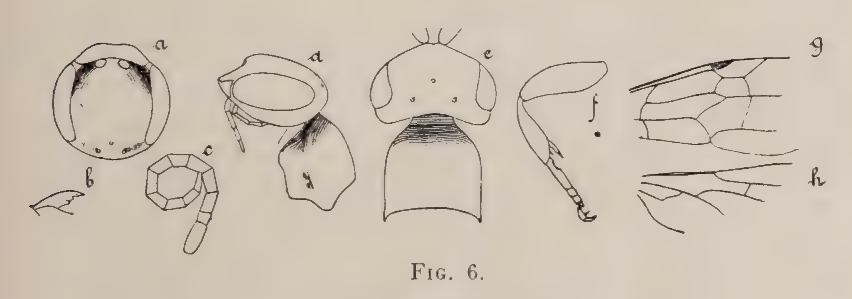


FIG. 6.

Aporus costae Tourn.
= *Aporus unicolor* Spin. ♀.

a = tête, de face, × 9; *b* = mandibule, × 9 ½; *c* = antenne × 9; *d* = tête et pronotum, de profil, × 9 ½; *e* = tête et pronotum, de dessus, × 9 ½; *f* = patte antérieure × 9; *g* = aile antérieure × 9; *h* = aile postérieure × 9.

Le chaperon, large et court, est un peu incliné; les bords latéraux sont très obliques; le bord antérieur est largement, mais faiblement échancré et forme deux angles latéraux arrondis (fig. 6 *a*).

Les antennes, plutôt épaisses, sont insérées juste en arrière du chaperon. Le deuxième article du fouet n'a pas tout à fait le double de la longueur du premier; le troisième est un peu plus long que le deuxième (fig. 6 *c*).

Pronotum plus large que long, s'inclinant mollement vers la tête; les côtés ne sont pas tronqués à angle droit, mais arrondis (fig. 6 *d*); bord postérieur à peine arqué, presque droit (fig. 6 *e*). Segment médian plus large que long, arrondi, marqué d'une faible dépression médiane.

Les fémurs antérieurs ne sont pas aplatis, mais arrondis et trois fois plus longs que larges (fig. 6 *f*). L'éperon des tibias postérieurs atteint la moitié de la longueur du métatarse.

A l'aile antérieure, la deuxième cellule cubitale est large sur la veine radiale; la première récurrente débouche sur la veine cubitale vers le tiers de cette cellule, la deuxième récurrente, à peine au delà de la deuxième cubitale transverse ou dans son prolongement; nervule presque dans le prolongement de la basale (fig. 6 *g*). A l'aile postérieure, la veine cubitale prend naissance sur la médiane fort au delà de la veine transverso-anale; cette dernière est oblique et arquée en S (fig 6 *h*).

Mâle. Diagnose. Longueur totale: 6mm à 9mm; ailes: 5mm à 7mm.

Thorax peu bombé. Plaque sous-génitale étroite, carénée. Forceps de l'armure génitale pointus et ne dépassant pas la hauteur des prolongements basilaires.

Noir; abdomen et pattes bruns; une tache fauve au fémur postérieur. Pubescence cendrée-roussâtre sur tout le corps, blanchâtre entre les antennes et les yeux, en dessous de la tête, sur le scutum du métathorax et sur les côtés du segment médian où les poils sont plus longs et touffus.

Tête ronde, aussi large que longue. Chaperon en forme de trapèze, pas tout à fait deux fois plus large que long: bord antérieur légèrement concave, côtés obliques (fig. 7*a*). Surface ponctuée,

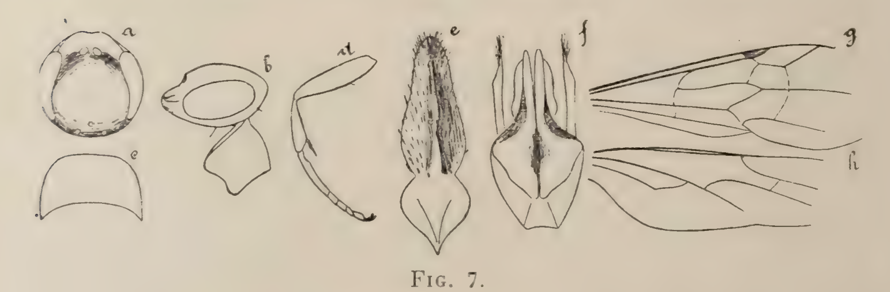


Fig. 7.

Aporus costae Tourn.
= *Aporus unicolor* Spin. ♂.

a = tête, de face, × 9; *b* = tête et pronotum, de profil, × 9; *c* = pronotum, de dessus, × 9 ½; *d* = patte antérieure × 9 ½; *e* = plaque sous-génitale × 37; *f* = armure copulatrice × 40; *g* = aile antérieure × 9 ½; *h* = aile postérieure × 9.

couverte de poils cendrés. Labre non visible. Mandibules tridentées. Yeux légèrement plus rapprochés en avant qu'en arrière. Antennes épaisses; les deuxième et troisième articles, égaux entre eux, atteignent ensemble la longueur du scape. Sur le front bombé, un fin sillon longitudinal n'atteignant pas les yeux. Vertex prolongé au delà des yeux (fig. 7 *b*).

Pronotum beaucoup plus large que long, plus court que le scutum du mésothorax. Bord antérieur arrondi, bord postérieur largement et faiblement échancré (fig. 7 *c*). Segment médian à peine plus large que long, arrondi en arrière, pourvu d'une impression longitudinale antérieure. Il est revêtu de poils cendrés roussâtres, plus longs et franchement blanchâtres sur les côtés.

L'éperon le plus long des tibias postérieurs atteint les $^3/_4$ du métatarse. Le fémur de la patte antérieure est environ 5 fois plus long que large (fig. 7 *d*).

Les derniers arceaux ventraux n'ont pas de dépression médiane. La plaque sous-génitale allongée, étroite, porte une carène qui s'affaisse brusquement avant le milieu de sa longueur (fig. 7 *e*). L'armure génitale est large de base, à appendices grêles (fig. 7 *f*). Chez le plus grand individu, provenant du Valais, les angles latéraux sont accusés et pointus.

A l'aile antérieure (fig. 7 *g*), la deuxième cellule cubitale, plus large que haute, est rectangulaire; le nervule se trouve presque dans le prolongement de la basale; la deuxième récurrente, dans le prolongement de la deuxième cubitale transverse. A l'aile postérieure, la veine cubitale prend naissance sur la médiane bien au delà de la transverso-anale (fig. 7 *h*).

Les caractères généraux d'*Aporus costae* Tourn. ♂ sont bien ceux d'*Aporus unicolor* Spin; malheureusement, aucune description de l'armure génitale, ou même de la plaque sous-génitale d'*Aporus unicolor*, ne permet la comparaison de ces pièces avec celles d'*Aporus costae*.

Tournier considérait *Aporus bicolor* V. d. L. comme une espèce différente d'*A. bicolor* Spin; il a baptisé à nouveau le premier sous le nom d'*A. costae* Tourn., tandis qu'il faisait d'*Aporus fulviventris* Costa [1] un synonyme du second.

[1] Tournier écrit *rufiventris*, très probablement par erreur, comme Schulz l'a déjà remarqué.

Cependant, SPINOLA a décrit son *Aporus bicolor* comme ayant seulement les trois premiers segments abdominaux rouges, ce qui le distingue à première vue d'*A. fulviventris* Costa, et son espèce est, sans doute, synonyme de celle de VAN DER LINDEN. Il y a quelques divergences de caractères dans les descriptions que donnent SCHENCK (1857), COSTA (1887) et MAGRETTI (1887) de *Aporus bicolor* Spin.; la deuxième nervure récurrente peut aboutir à l'angle externe de la deuxième cellule cubitale; en outre, le dessin de MAGRETTI montre un nervule inséré bien au delà de la basale.

SCHULZ fait d'*Aporus costae* un synonyme de *Pompilus castor* Kohl, sous le nom de *Planiceps castor*. D'autre part, trouvant parmi les *Aporus costae* de TOURNIER deux exemplaires envoyés à TOURNIER par WESMAEL comme *Aporus bicolor*, il en conclut qu'*Aporus costae* Tourn. est également synonyme d'*A. bicolor*. Ceci semble exact, mais ne concerne pas les deux exemplaires de Wesmaël, qui sont, en réalité, des *Evagetes bicolor* Lep. (*dubius* V. d. L.).

KOHL (1888) a identifié lui-même son *Pompilus castor* avec *Aporus bicolor* Spin., d'après la description de SCHENCK (1857). Il lui attribue un nom nouveau, parce qu'il existe déjà un *bicolor* dans le genre *Pompilus* où il fait rentrer les *Aporus*. SCHMIEDEKNECHT (1907) considère de même *Planiceps castor* (Kohl) comme un synonyme possible de *A. bicolor* Spin.

Aporus lugubris Verhoeff est reconnu par son auteur comme synonyme de *P. castor* Kohl; cette espèce se trouve donc également synonyme d'*Aporus costae* Tourn. et d'*Aporus bicolor* (*unicolor*) Spin.

Aporus radoszkowskii (Tourn.).

Syn.: *Aporus radoszkowskii.* TOURNIER, 1889, p. 154, ♀.
Pompilus arcticus. DALLA TORRE, 1897, p. 273.
Planiceps radoszkowskii. SCHULZ, 1911, p. 64.

1♀. Sibérie orientale.

Femelle. Diagnose. Longueur totale: 13^{mm}; ailes: 8^{mm}.

Espèce grande, robuste. Mandibules portant deux dents internes. Les antennes sont insérées au niveau du bord antérieur des yeux. Pronotum une fois et demie plus long que le mésonotum, tronqué

sur les côtés, arrondi en avant. Fémurs antérieurs modérément épais. A l'aile postérieure, le cubitus prend naissance bien au delà de la transverso-anale.

Corps noir; le thorax est couvert d'un revêtement qui est brun foncé sur la partie dorsale, plus clair, un peu doré, sur le segment médian, les côtés du corps et les hanches. Mandibules en partie fauves. Les trois premiers arceaux dorsaux de l'abdomen sont fauves bordés de brun; ce bord foncé atteint la moitié de la longueur du troisième segment; le premier arceau ventral est fauve également. Ailes jaunâtres, à peine plus foncées à l'extrémité.

Voici la diagnose de TOURNIER:

« Taille grande. Les premiers segments de l'abdomen rouges, bordés postérieurement de brun foncé ou de noir; cuisses antérieures peu renflées. Longueur 13^{mm} à 15^{mm}. »

Tête aussi longue que large, d'une épaisseur moyenne. Le front, brusquement surélevé derrière les antennes, est incliné jusqu'au vertex. Un sillon prend naissance entre les antennes et se termine par une fossette à mi-distance de l'ocelle antérieur (fig. 8*a*). Chaperon long comme le $^1/_5$ de la longueur totale de la tête; il est presque plan, légèrement incliné en avant; bord antérieur droit, angles arrondis, côtés obliques; l'extrême bord est lisse, le reste de la surface, ponctué et cilié.

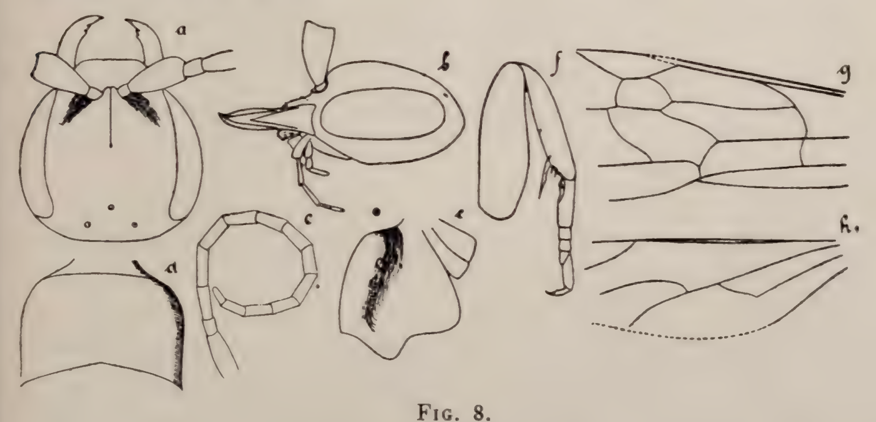


FIG. 8.

Aporus radoszkowskii Tourn. ♀.

a = tête, de face, × 9; *b* = tête, de profil, × 9; *c* = antenne, × 8; *d* = pronotum, de dessus, × 9; *e* = pronotum, de profil, × 9 ½; *f* = patte antérieure, × 9 ½; *g* = aile antérieure, × 7 ½; *h* = aile postérieure, × 9.

Yeux deux fois et demie plus longs que larges, étroits, vus de dessus. Les ocelles postérieurs partagent la distance entre les yeux en trois parties égales. Vertex long, oblique, brièvement prolongé au delà des ocelles (fig. 8*b*). Tempes modérément développées. Les mandibules n'atteignent pas tout à fait les yeux. Antennes assez minces; le scape est aplati, près de quatre fois plus long que le premier article du fouet, qui est lui-même un peu plus long que large; le deuxième article est plus du double de la longueur du premier; le troisième, presque égal au deuxième (fig. 8*c*).

Pronotum rectangulaire, plan, presque deux fois plus large que long; angles antérieurs arrondis, côtés parallèles, bord postérieur à peine échancré (fig. 8*d* et 8*e*). Mésonotum un peu plus large que long, plus long que le scutellum. Segment médian une fois et quart plus large que long, tronqué dans sa partie postérieure. Stigmates non enfoncés, très ouverts. Surface ponctuée, couverte d'une pubescence dorée. Abdomen largement ovoïde; premier arceau dorsal légèrement échancré à son bord postérieur.

Hanches antérieures longues, les moyennes et postérieures, courtes; les hanches sont canaliculées en dehors, la hanche antérieure, plus faiblement que les autres. Le fémur antérieur est trois fois plus long que large; le tibia, un peu plus court que le fémur; le métatarse, deux fois plus court que le tibia; le deuxième article du tarse est au moins quatre fois plus court que le métatarse et aussi large que long (fig. 8*f*). Le plus grand éperon des tibias postérieurs atteint la moitié de la longueur du métatarse.

A l'aile antérieure, le nervule se trouve dans le prolongement de la basale; la deuxième cellule cubitale est plus large que haute. La deuxième récurrente débouche sur la veine cubitale en dehors de cette cellule (fig. 8*g*).

A l'aile postérieure, la veine cubitale prend naissance sur la médiane bien au delà de la transverso-anale; celle-ci est courte, peu arquée (figure 8*h*).

Schulz considère *Aporus radoszkowskii* comme une espèce du genre *Planiceps*, voisine de *P. castor* Kohl. Ce rapprochement souligne les affinités de l'espèce avec le genre *Aporus*, *P. castor* étant synonyme de *Aporus unicolor* Spin. La tête épaisse d'*Aporus radoszkowskii*, ses mandibules tridentées, ses fémurs antérieurs modérément renflés, en font bien un *Aporus*.

Evagetes bicolor Lep.

Syn.: *Aporus bicolor.* LATREILLE, LEPELETIER DE SAINT-FARGEAU, SERVILLE et GUÉRIN, 1825, p. 183.
Aporus ? dubius. VAN DER LINDEN, 1827, p. 351.
Evagetes bicolor. LEPELETIER DE SAINT-FARGEAU, 1845, p. 390, ♀♂.
Evagetes sabulosus. TOURNIER, 1889, p. 155, ♀.
Pompilus rattus. DALLA TORRE, 1897, p. 315.
Pompilus sabulivagus. DALLA TORRE, 1897, p. 319.
Aporus dubius. SCHULZ, 1911, p. 64.
Evagetes bicolor. BERLAND, 1925, p. 282, ♀♂.

16 ♀, Genève, Valais; 1 ♂, Genève.

Femelle. Diagnose. Longueur totale: 7^{mm} à 8^{mm}; ailes: $4^{mm},5$ à $5^{mm},5$.

Tête carrée; pronotum court; antennes épaisses; pattes antérieures de dimensions moyennes, tarses épineux du côté externe. Ailes modérément longues. Cellule radiale ne dépassant pas beaucoup la deuxième cellule cubitale. Celle-ci reçoit les deux nervures récurrentes vers le $^1/_4$ et les $^2/_3$ de sa longueur. Nervule bien au delà de la basale (fig. 9 *g*). Cubitale de l'aile postérieure dans le prolongement de la transverso-anale (fig. 9 *h*).

Corps noir; les deux premiers arceaux dorsaux et la moitié du

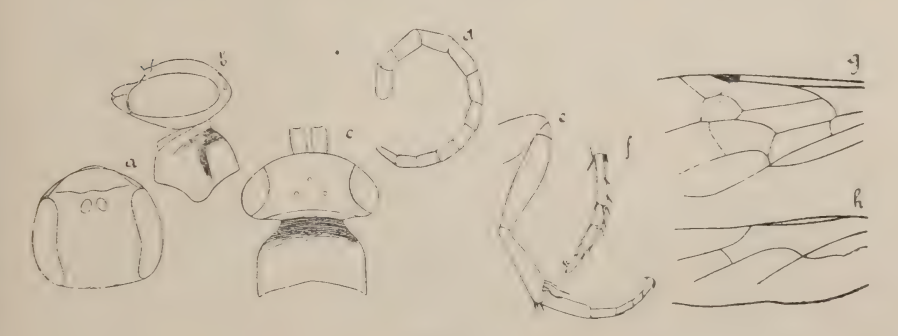


FIG. 9.

Evagetes bicolor Lep. ♀.

a = tête, de face, × 10; *b* = tête et pronotum, de profil, × 10; *c* = tête et pronotum, de dessus, × 10 ½; *d* = antenne × 12; *e* = patte antérieure × 10; *f* = tarse antérieur, face externe, × 10; *g* = aile antérieure, × 12; *h* = aile postérieure × 11 ½.

troisième, rouges; les flancs, la partie antérieure des deuxième et troisième segments couverts d'une pruinosité argentée. Ailes hyalines, jaunâtres, à extrémités brunes.

Tête plus large que longue. Yeux à peine échancrés, parallèles, environ deux fois plus longs que larges. Chaperon large, long comme le $^1/_5$ de la longueur totale de la tête, faiblement arrondi en avant; ses côtés sont obliques, ses angles latéraux très arrondis (fig. 9*a*). Antennes assez épaisses, insérées un peu en arrière du chaperon. Le deuxième article du fouet est deux fois et demi plus long que le premier; le troisième, un peu plus long que le deuxième (fig. 9*d*).

Vertex court, très oblique; front convexe, dominant le chaperon. Le labre arrondi, légèrement échancré au bord antérieur, est à peine visible de face, mais il est plus apparent de profil (fig. 9*b*).

Pronotum beaucoup plus large que long, mollement incliné vers la tête (fig. 9*b*); bord postérieur échancré en un angle très obtus (fig. 9*c*). Segment médian arrondi, marqué d'un court sillon dans la partie antérieure.

Les tarses antérieurs, de dimensions moyennes, sont épineux du côté externe, les épines étant disposées de façon irrégulière (fig. 9*e* et *f*). La plus grande épine des tibias postérieurs dépasse la moitié de la longueur du métatarse.

Mâle. Diagnose. Longueur totale: 4^{mm},5; ailes: 4^{mm}.

Sixième arceau ventral échancré; le cinquième a une partie déprimée, large et peu profonde. Plaque sous-génitale allongée, un peu triangulaire et voûtée en toit (fig. 10 *d*).

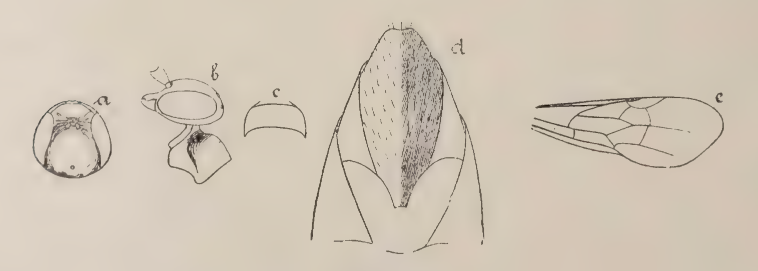


FIG. 10.

Evagetes bicolor Lep. ♂.

a = tête, de face, × 8 ½; *b* = tête et pronotum, de profil, × 10; *c* = pronotum, de dessus, × 8; *d* = extrémité de l'abdomen, face inférieure, × 104; *e* = aile antérieure × 8.

♂ Noir; pattes brunes, premier arceau dorsal et base du second, rouge-brun; le reste de l'abdomen est brun. Pubescence argentée plus apparente que chez la femelle.

Tête ronde, épaisse, à yeux légèrement convergents en avant. Front bombé. Chaperon modérément large et long, en forme de trapèze. Labre visible, un peu échancré (fig. 10*a*). Pronotum beaucoup plus large que long, bord postérieur arrondi (fig. 10*c*).

A l'aile antérieure (fig. 10*e*), la deuxième récurrente aboutit très près de l'angle de la deuxième cellule cubitale, le nervule est bien au delà de la basale; la cubitale de l'aile postérieure débouche sur la médiane presque dans le prolongement de la transverso-anale, légèrement au delà.

La pubescence argentée s'étend sur la tête, les tempes, les flancs du thorax et les hanches, sur le segment médian où les poils forment un revêtement plus élevé et plus épais, tandis qu'il est ras à la base de l'abdomen. Sur le thorax, la plus grande partie de l'abdomen et les pattes, la pubescence est dorée.

Evagetes sabulosus Tourn. est représenté dans la collection Tournier par 4 ♀, provenant de Genève. Longueur totale: $5^{mm},5$; ailes: $4^{mm},5$.

Tournier ne distingue *Evagetes sabulosus* d'*Evagetes bicolor* Lep. que par sa taille et par l'absence d'un sillon au segment médian. C'est peu de chose pour créer une espèce nouvelle. Il existe du reste des individus d'*Evagetes bicolor* de taille aussi faible.

Un examen attentif ne nous a montré que de légères différences de structure: le pronotum est un peu plus étroit par rapport à la tête que chez *E. bicolor*, il est également un peu plus court (fig. 11). Les tarses antérieurs portent moins d'épines; enfin, la cubitale de l'aile postérieure rejoint la médiane un peu au delà de la transverso-anale. Les ailes sont transparentes, irisées, plus claires que chez *E. bicolor*.



Fig. 11.

Evagetes sabulosus Tourn.

= *Evagetes bicolor* Lep. ♀.

Tête et pronotum, de dessus, × 10 ½.

Il semble que ces différences ne sont pas assez accentuées pour constituer une variété et qu'on peut considérer *E. sabulosus* Tourn. comme synonyme de *E. bicolor* Lep.

Evagetes niger Tourn.

Syn.: *Evagetes niger.* Tournier, 1889, p. 65-66, ♂.
Telostegus niger = *Evagetes niger.* Tournier, Ibid., p. 155, ♂.
Pompilus panormitanus. Dalla Torre, 1897, p. 308.
Aporus dubius. Schulz, 1911, p. 59.

1 ♂, Sicile.

Mâle. Diagnose. Longueur totale: $7^{mm},5$; ailes: $5^{mm},5$. Espèce svelte, à tête aplatie et à vertex anguleux. Deuxième cellule cubitale très longue. Plaque sous-génitale carénée; dernier arceau ventral profondément échancré en demi-cercle.

Tout à fait noir. Ailes jaunâtres, hyalines, plus foncées à l'extrémité.

Il y a peu de chose à ajouter à l'excellente description de Tournier.

Tête à peine plus large que longue (fig. 12*a*). Tempes presque nulles. Le vertex est prolongé au delà des yeux; les ocelles sont situés non loin de son bord anguleux. Yeux environ deux fois plus longs que larges (fig. 12*b*). Le chaperon est bordé de clair. La lèvre supérieure est visible en dessous; elle est un peu voûtée, son bord légèrement échancré (fig. 12*c*). Mandibules pointues, bidentées; leur base atteint les yeux.

Le pronotum est beaucoup plus large que long; son bord postérieur est échancré en angle (fig. 12*d*).



Fig. 12.

Evagetes (Telostegus) niger Tourn. ♂

a = tête, de face, × 9; *b* = tête et pronotum, de profil, × 10; *c* = labre; *d* = pronotum, de dessus, × 9; *e* = extrémité de l'abdomen, face inférieure, × 59; *f* = aile antérieure; *g* = aile postérieure.

L'extrémité de l'abdomen ressemble à celle d'*E. bicolor*, mais on ne distingue pas de fossette au devant de l'échancrure semi-circulaire du sixième arceau ventral; cette échancrure est garnie de poils convergents (fig. 12*e*).

La deuxième cellule cubitale est très longue, comme Tournier le mentionne; la deuxième récurrente aboutit près de son angle externe; le nervule rejoint la basale, mais forme un angle avec cette veine (fig. 12*f*). La cubitale de l'aile postérieure prend naissance sur la médiane, un peu au delà de la transverso-anale; celle-ci est longue, de direction oblique, un peu contournée en S (fig. 12*g*).

Tournier a fait de son espèce d'abord un *Evagetes*, ensuite un *Telostegus*, mais il semble que ce dernier genre, insuffisamment délimité, puisse être abandonné.

Schulz identifie *Telostegus niger* avec *E. dubius* V. de L. (*bicolor* Lep.). Les exemplaires de ces espèces que possède le Museum présentent cependant des différences marquées dans la forme de la tête, la nervation, l'extrémité de l'abdomen.

Evagetes filicornis Tourn.

Syn.: *Evagetes filicornis.* Tournier, 1889, p. 64-65, ♀; p. 155, ♀.
Pompilus filicornis. Dalla Torre, 1897, p. 289.
Aporus filicornis. Schulz, 1911, p. 64.
Evagetes filicornis. Berland, 1925, p. 282, ♀♂.

2 ♀, Genève.

Femelle. Diagnose. Longueur totale: 8^{mm}: ailes: 6^{mm}.

Tête carrée, assez épaisse. Antennes longues et minces. Pronotum court. Pattes antérieures longues. Fémur trois fois et demie plus long que large. Deuxième récurrente à l'angle de la deuxième cellule cubitale; nervule un peu au delà de la basale; cubitale de l'aile postérieure dans le prolongement de la transverso-anale. Corps noir, couvert d'une pubescence brunâtre qui est argentée sur les flancs et le segment médian. Les deux premiers segments et la base du troisième sont rouges. Ailes enfumées, plus foncées à l'extrémité.

Tête faiblement plus large que longue. Yeux parallèles, leur bord interne est un peu creusé vers son tiers postérieur. Chaperon trois fois plus large que long; sa longueur dépasse le $^1/_5$ de

la longueur totale de la tête. Surface ponctuée, sauf au bord; angles arrondis, côtés obliques (fig. 13*a*). La lèvre supérieure bilobée est un peu visible en dessous du chaperon. Mandibules épaisses, pourvue d'une dent interne.

De profil, la tête est épaisse, le front bombé. Le vertex est court, très oblique, les tempes, développées. Les yeux sont plus de deux fois plus longs que larges (fig. 13*b*).

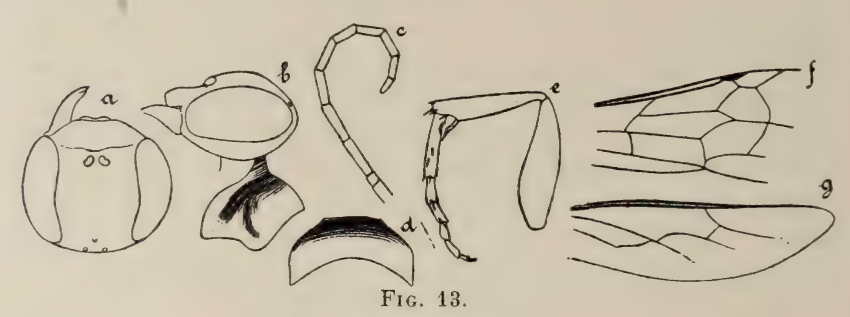


Fig. 13.

Evagetes filicornis Tourn. ♀.

a = tête, de face, × 10; *b* = tête et pronotum, de profil, × 10; *c* = antenne, × 9; *d* = pronotum, de dessus, × 11; *e* = patte antérieure, × 10 ½; *f* = aile antérieure, × 9 ½; *g* = aile postérieure, × 9 ½.

Antennes insérées un peu en arrière du chaperon. Premier article du fouet un peu plus large que long; deuxième article, quatre fois plus long que le premier; le troisième est un peu plus court que le deuxième (fig. 13*c*).

Pronotum court, incliné mollement vers la tête (fig. 13*b*), quatre fois plus large que long, son bord postérieur profondément échancré est un peu triangulaire (fig. 13*d*). Segment médian un peu plus large que long, tronqué dans la partie postérieure. Extrémité de l'abdomen comprimée, parée de quelques longs poils.

Pattes antérieures longues; tarses épineux du côté externe: fémurs trois fois et demie plus longs que larges (fig. 13*e*).

La deuxième cellule cubitale est étroite sur la veine radiale; la deuxième récurrente aboutit près de l'angle externe de cette cellule. Le nervule se trouve légèrement au delà de la basale (fig. 13*f*).

La veine cubitale de l'aile postérieure prend naissance sur la médiane un peu au delà de la transverso-anale; celle-ci est oblique, sinueuse, de longueur moyenne.

Evagetes grandis Tourn.

Syn.: *Evagetes grandis.* Tournier, 1889, p. 63 à 64, ♀; ibid., p. 155, ♀.
Pompilus latro. Dalla Torre, 1897, p. 297.
Aporus grandis. Schulz, 1911, p. 64.

1 ♀, Russie méridionale (Sarepta).

Femelle. Diagnose. Longueur totale: 13^{mm}; ailes: 11^{mm}. Grande espèce. Tête large. Chaperon large, bordé, long comme le quart de la longueur totale de la tête. Mandibules longues et fortes. Antennes minces. Deuxième cellule cubitale presque aussi longue que la radiale; nervule dans le prolongement de la basale.

Corps noir, couvert d'une pubescence brunâtre. Ailes foncées, plus sombres à l'extrémité.

Tête carrée, plus large que longue. La base du chaperon atteint le bord antérieur des yeux. Les côtés en sont obliques, les angles arrondis, le bord antérieur légèrement excavé. Sur un tiers de la longueur du chaperon, le bord est lisse et brillant, tandis que le reste de la surface est couvert d'un revêtement de poils courts et

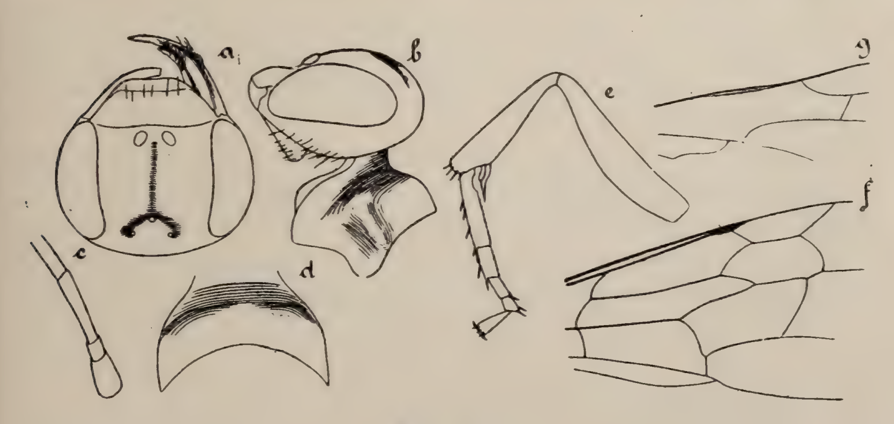


Fig. 14.

Evagetes grandis Tourn. ♀.

a = tête, de face, × 9; **b** = tête et pronotum, de profil, × 9; **c** = antenne, × 9; **d** = pronotum, de dessus, × 9; **e** = patte antérieure, × 9 ½; **f** = aile antérieure, × 9; **g** = aile postérieure, × 9.

serrés, parsemés de poils plus longs. Les mandibules touchent presque les yeux. Elles sont rouges, brunes à l'extrémité, portant quelques poils rudes. Yeux parallèles. Entre les antennes et l'ocelle antérieur, il y a une ligne déprimée. Les ocelles postérieurs sont sensiblement plus éloignés des yeux qu'ils ne le sont entre eux, et de plus petit diamètre que l'ocelle antérieur (fig. 14 *a*).

De profil, la tête est épaisse, le chaperon et le front un peu bombés, le vertex largement arrondi en arrière; tempes très développées, portant de longs poils fins (fig. 14 *b*). Antennes minces; le deuxième article du fouet est quatre à cinq fois plus long que le premier (fig. 14 *c*); le troisième atteint à peu près les $^4/_5$ de la longueur du second.

Pronotum beaucoup plus large que long et deux fois plus court que le scutum; il est arrondi en avant et sur les côtés, régulièrement arqué en arrière et recouvert d'une pubescence brune (fig. 14 *d*). Scutum large et long; le scutellum égale les $^2/_3$ de la longueur du scutum. Segment médian arrondi, un peu plus large que long; il est aussi revêtu d'une pubescence d'un brun doré et marqué d'une impression longitudinale; sa partie postérieure est concave. L'abdomen est revêtu de la même pubescence; l'avant-dernier arceau ventral est échancré; l'extrémité de l'abdomen porte quelques longs poils fins.

Pattes brunes; tibias et tarses épineux; les tibias des pattes antérieures ne portent d'épines qu'à leur extrémité, tandis que les épines sont parsemées sur toute la longueur des tibias moyens et postérieurs.

A l'aile antérieure, la cellule radiale dépasse peu la deuxième cubitale; celle-ci est large et reçoit la deuxième récurrente à une certaine distance de son angle externe (fig. 14 *f*). A l'aile postérieure, la veine transverso-anale est arquée en S et débouche sur la médiane sensiblement en deça de la cubitale (fig. 14 *g*).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1925. BERLAND, L. *Faune de France*, vol. 10. *Hyménoptères vespiformes.* P. I. Paris.

1887. COSTA, A. *Prospetto degli Imenotteri Italiani.* Parte seconda. Napoli.

1897. DALLA TORRE, C.-G. *Catalogus hymenopterorum hucusque descriptorum systematicus et synonymicus.* Vol. 8. *Fossores (Sphegidae).* Lipsiae.

1897. FERTON, C. *Nouvelles observations sur l'instinct des Pompilides.* Actes. Soc. linn. Bordeaux, vol. 52, p. 101-132.

1884. KOHL, F.-F. *Die Gattungen der Pompiliden.* Verh. zool.-bot. Ges. Wien, vol. 34, p. 33-58, pl.2.

1888. — *Neue Hymenopteren in den Sammlungen des k.-k. naturhistorischen Museums.* Verh. zool.-bot. Ges. Wien, vol. 38, p. 133-156, pl. 3 et 4.

1825. LATREILLE, LEPELETIER DE SAINT-FARGEAU, SERVILLE et GUÉRIN. Encycl. méth. Hist. nat., tome 10. Paris.

1845. LEPELETIER DE SAINT-FARGEAU, A. *Histoire naturelle des Insectes. Hyménoptères*, vol. 3. Paris.

1887. MAGRETTI, P. *Sugli Imenotteri della Lombardia.* Mem. III. *Pompilidei.* Bull. Soc. ent. ital., vol. 19, pp. 189-257, 289-317, pl. 6 et 7.

1857. SCHENK, A. *Die Grabwespen des Herzogthums Nassau.* Jahrb. Ver. für Naturk. im Herzogthum Nassau, vol. 12, p. 1-343, pl. 1 et 2.

1907. SCHMIEDEKNECHT, O. *Die Hymenopteren Mitteleuropas.* Iena.

1911. SCHULZ, W.-A. *Grabwespen-Typen Tourniers, Brullés, Lepeletiers und Schenks.* Soc. entom., Jahrg. 26, p. 57-59, 63-64, 67-68.

1808. SPINOLA, M. *Insectorum Liguriae species novae aut rariores*, tome 2. Genuae.

1889. TOURNIER, H. *Hyménoptères. Descriptions d'espèces nouvelles et remarques diverses.* L'Entomologiste genevois, 1re année, pp. 11-18, 35-45, 56-69, 93-96, 102-115, 125-133.

1889-1890.— *Etude de quelques Pompilides d'Europe et contrées limitrophes.* Ibid., pp. 133-140, 154-178, 194-219; (non terminé).

1827. Van der Linden, P.-L. *Observations sur les Hyménoptères d'Europe de la famille des Fouisseurs.* Nouv. Mém. Acad. Sc. Bruxelles, t. 4, P. 1, pp. 271-367.

1890. Verhoeff, C. *Ein Beitrag zur deutschen Hymenopteren-Fauna.* Entom. Nachr., Jahrg. 16, pp. 321-336.

1892. — *Ueber einige neue und seltene Fossorien.* Entom. Nachr., Jahrg. 18, pp. 65-72.

1851. Wesmael, M. *Revue critique des Hyménoptères fouisseurs de Belgique.* Bull. Ac. Belgique, tome 18, IIe partie, pp. 362-384, 451-493.

Vol. 33, nº 23. — Décembre 1926.

Influence de l'alimentation sur la pigmentation cutanée des Salmonides

par

Emile ANDRÉ.

Dans le revêtement tégumentaire des Truites *(T. fario* L.) se rencontrent, en plus de la guanine qui lui donne son éclat argenté, deux pigments: la mélanine et le pigment rouge. Le premier de ceux-ci existe chez tous les individus des nombreuses variétés de *fario*; quant au pigment rouge, il ne se développe guère, tout au moins dans nos régions, que chez les *fario* habitant les petites rivières, les ruisseaux, les torrents et quelques lacs de montagne. Il est presque inutile de rappeler qu'il se présente sous la forme de taches sur les flancs de l'animal et sur les nageoires, soit à l'état diffus, soit sous la forme de taches ou de ponctuations plus ou moins bien délimitées [1]. Le fait que ce pigment est l'apanage des *fario* habitant certaines eaux permettrait de supposer que son apparition est conditionnée par l'alimentation. D'autre part, il est admis que la coloration saumonnée de la chair de certains individus de *fario* est due à leur régime alimentaire riche en *Gammarus.* De plus, Schneider [2] a noté que, chez les Perches qui se nourrissent de Crustacés, la pigmentation rouge des nageoires est plus accentuée. Ce sont ces considérations qui nous ont engagé à instituer l'expérience dont nous donnons ci-dessous le détail et qui, disons-le tout de suite, a eu des résultats conformes à nos prévisions.

[1] Nous avons complètement laissé de côté l'étude cytologique de ce pigment. Elle a déjà été abordée par quelques auteurs et notre excellent collègue, le Dr P. Murisier, dont on connaît les belles recherches sur le pigment mélanique de la Truite, a, dans ses cartons, de nombreux documents sur cette question, documents qui, souhaitons-le, ne tarderont pas à voir le jour.

[2] Schneider, G. *Farbenvariationen der Flussbarsch (Perca fluviatilis).* Korrespondenzbl. d. naturforsch. Ver. zu Riga, Bd. 51, 1908.

L'expérience a porté sur 20 alevins de *fario*, dont 10 provenaient de l'établissement de pisciculture de la Société genevoise de pêche, à Versoix, et 10 de l'établissement de Promenthoux. Ces alevins, nés vers le milieu de mars, ont été répartis, le 25 mai, en deux lots de 10, placés dans deux aquariums identiques et alimentés par la même eau, chacun des aquariums contenant 5 alevins de Versoix et 5 de Promenthoux. Ces alevins, examinés au préalable, se sont montrés dépourvus de pigment rouge; ils avaient été alimentés jusqu'à cette date avec de la nourriture artificielle (pulpe de rate, farine de poisson). A partir de ce moment, l'un des lots fut nourri avec des Vers de terre broyés ou hâchés, puis avec de petits Oligochètes terricoles de la famille des Enchytraeides; le second lot fut alimenté d'abord avec des *Gammarus* hâchés, puis avec de jeunes *Gammarus*, provenant de l'Aire, petit affluent de l'Arve. Le 30 mai, soit 5 jours après le commencement de l'expérience, apparaît chez un des alevins du second lot une coloration rouge, légère mais très nette, de la nageoire adipeuse. Successivement, les autres nageoires se colorent dans l'ordre suivant: bord antérieur, puis antéro-supérieur de la nageoire dorsale; bord supérieur, puis inférieur de la nageoire caudale; bord antérieur de la nageoire anale. Les nageoires paires se sont colorées ensuite, sur leur bord antérieur, d'une légère teinte orangé, diffuse, à peine perceptible. Le 5 juillet, soit après 41 jours, chez la plus grosse des truitelles apparaît, à peu près au niveau de la ligne latérale, une rangée longitudinale de taches rouges dont la couleur gagnera assez rapidement en intensité. Le 21 juillet, date à laquelle tous les alevins furent sacrifiés, la pigmentation rouge est à peu près égale en répartition et en intenstié chez tous les individus, ou plutôt chez les alevins restant, car quatre de ceux-ci ont péri au cours de l'expérience par accident ou par la costiase.

La rapidité de la fixation du pigment rouge par les truitelles varie passablement d'un individu à l'autre. Ce sont les plus gros qui se colorent les premiers, tandis que chez les individus malingres la coloration apparaît plus tardivement, simplement par le fait, semble-t-il, qu'ils absorbent ou assimilent une quantité plus faible de nourriture. Le pigment des *Gammarus* n'est d'ailleurs pas absorbé entièrement par les truitelles. Nous en trouvons la preuve dans le fait que leurs excréments présentent la couleur des *Gammarus* rubéfiés; ces excréments, traités par le mélange alcool-éther, sont

décolorés, tandis que le liquide prend la teinte rouge-orange caractéristique.

Signalons aussi le fait que, à la fin de l'expérience, la chair des truitelles n'était pas saumonée, ni sur le frais, ni après coction dans l'eau bouillante. Nous reviendrons sur cela dans un instant.

Les alevins du premier lot, nourris donc exclusivement de Vers de terre et d'*Enchytraeidae*, ne présentaient à la fin de l'expérience aucune trace de pigmentation rouge dans la peau et à plus forte raison aucun vestige de « saumonisation » de la chair. Ce deuxième lot fut également, dans le cours de l'élevage, réduit de 4 unités.

Pour être complet, nous ajouterons que la longueur moyenne des truitelles du premier lot (Vers de terre) était de 41 mm., tandis que celle du second *(Gammarus)* était de 46 mm.; mais de ces moyennes, établies sur un petit nombre d'individus, nous nous garderons bien de tirer une déduction. Le 21 juin nous avons fait passer un individu du premier lot dans le deuxième; le 28 juin, soit 7 jours après, apparaissait nettement la coloration rouge de sa nageoire adipeuse.

Il semble donc bien établi par ce qui précède que les pigments rouges des Truites sont empruntés à leur nourriture, aux *Gammarus* dans le cas particulier. Une observation que nous avons faite à l'établissement piscicole de Versoix en est une autre preuve. Des truitelles de *fario* y sont élevées dans deux bassins se faisant suite; le premier de ceux-ci est alimenté par les eaux d'un bief dérivé de la Versoie et ses eaux passent ensuite dans le second bassin. Chez les truitelles hébergées dans ce dernier la coloration rouge des nageoires et de la peau a fait son apparition, ainsi que nous l'avons constaté, d'une façon plus tardive que dans le premier bassin. Les truitelles des deux bassins reçoivent de la nourriture artificielle en quantité et en qualité égales, mais celles du premier se repaissent en outre, et plus abondamment que celles du second, des petits Arthropodes, des *Gammarus* en particulier, amenés par les eaux du bief. On peut donc attribuer la différence signalée plus haut au fait que les truitelles du deuxième bassin consomment une plus petite quantité de *Gammarus*.

La conclusion à laquelle nous sommes arrivé demandait à être confirmée par la comparaison, au point de vue de leurs réactions chimiques, du pigment rouge des Truites avec celui des *Gammarus*;

nous avons donc été amené à faire une étude sommaire de ces deux pigments [1].

Chez les *Gammarus*, l'hypoderme ne nous a pas montré de chromatophores, mais nous avons constaté, dans cette couche et surtout dans le voisinage de l'intestin, l'existence d'amas de gouttelettes huileuses d'un rouge vif. Celles-ci, traitées par l'acide sulfurique, passent au bleu vif, réaction qui nous apprend que ces gouttelettes sont composées de zooérythrine, ou plutôt qu'elles contiennent de la zooérythrine, c'est-à-dire des composés carotinoïdes. Quant à la carapace, elle est rubéfiée par la chaleur, la dessiccation, l'alcool, les acides, etc.; elle contiendrait donc, comme celle des Décapodes, ce que VERNE a appelé des carotinalbumines, c'est-à-dire des substances carotinoïdes combinées avec de l'albumine. La carotinalbumine est incolore; lors de la rubéfaction des téguments par les agents mentionnés ci-dessus et par d'autres encore, cette substance est dissociée et les carotinoïdes sont mis en liberté, provoquant ainsi le rougissement de la carapace. Comme VERNE, nous avons constaté que cette carotinalbumine est soluble dans l'eau; en broyant dans un mortier des carapaces toute fraîches de *Gammarus* avec de l'eau distillée et en filtrant ensuite le tout, on obtient une solution incolore qui, portée à l'ébullition, se trouble légèrement et prend une faible teinte rosée due à la libération des substances carotinoïdes. De plus, en traitant par le chloroforme un certain nombre de carapaces de *Gammarus* desséchées à l'étuve à une température de 40 à 50° et par conséquent rubéfiées, on obtient une solution de la couleur caractéristique rouge-orange; en ajoutant à celle-ci de l'acide sulfurique, on constate l'apparition, à la surface de contact des deux liquides, d'une coloration bleue très nette. La carapace rubéfiée mise en contact avec de l'acide sulfurique prend également une légère coloration bleue, assez fugace d'ailleurs et difficile à observer à cause de l'effervescence produite par l'acide sur le calcaire de la carapace. Les œufs de *Gammarus*, qui sont brunâtres sur le frais, sont également rubéfiés par la chaleur et ils se comportent dans les réactions ci-dessus de la même façon que la carapace.

Nous avons fait subir les mêmes réactions aux taches rouges des

[1] Pour cette étude, sommaire, nous le répétons, nous nous sommes basé principalement sur l'important travail de J. VERNE: *Les pigments tégumentaires des Crustacés décapodes*. Paris, Editions médicales, 1921.

téguments des truitelles, en nous adressant de préférence à la nageoire adipeuse qui est la région la plus riche en pigment rouge. En mettant celles-ci en contact avec de l'acide sulfurique, on constate que les granulations ou gouttelettes rouges prennent une coloration bleue intense. Nous avons également desséché à l'étuve quelques nageoires adipeuses de *fario*; celles-ci, après dessiccation complète, sont mises dans le chloroforme qui dissout très rapidement le pigment rouge et prend la coloration rouge-orange caractéristique. L'addition d'acide sulfurique fait apparaître la teinte bleue dans le voisinage de la surface de contact des deux liquides.

Le pigment [1] que nous avons extrait de la chair du Saumon par ce dernier procédé présente la même réaction vis-à-vis de l'acide sulfurique. On peut donc admettre que le pigment de *Gammarus*, le pigment rouge de la peau des Truites et le pigment saumoné de la chair des Salmonides sont identiques, ou du moins que ce sont tous les trois des composés de carotinoïdes.

A la conclusion formulée plus haut que la coloration rouge des téguments de la Truite est sous la dépendance directe de l'alimentation et qu'elle est produite par la zooérythrine des proies ingérées par ce Poisson (les *Gammarus* certainement, peut-être les jeunes Ecrevisses et peut-être aussi certains Entomostracés), à cette conclusion on pourrait objecter ceci, c'est que parfois les alevins de *fario* ont déjà, au moment de leur naissance, certains points de la peau pigmentés en rouge, d'une façon plus ou moins nette. Pour ces alevins on admettra alors, avec WAGNER [2], que la coloration provient des matières pigmentaires contenues dans le vitellus de l'œuf, en faisant remarquer toutefois que la somme de ces matières pigmentaires est certainement insuffisante pour maintenir la coloration rouge de la peau au-delà des premières semaines, ou tout au plus des premiers mois de l'existence de l'alevin.

Pourquoi alors, se demandera-t-on, tous les alevins de *fario* ne possèdent-ils pas dès leur naissance des dépôts de pigment rouge

[1] Voir: M. J. NEWBIGIN. *The pigments of the muscle and ovary of the Salmon and their exchanges.* Report of the Royal College of Physicians Edinburgh. Vol. 7, p. 159-164. 1900.

[2] K. WAGNER. *Beiträge zur Entstehung des jugendlichen Farbkleides der Forelle (Salmo fario).* Internat. Rev. der ges. Hydrobiologie und Hydrographie. Biol. Suppl., Bd. 4, 2. Serie. 1911.

dans leurs téguments ? Pour répondre à cette question, nous rappellerons le fait, connu des pisciculteurs et souligné par WAGNER, qu'il y a deux catégories d'œufs de *fario*, catégories qui ne sont d'ailleurs pas nettement délimitées l'une de l'autre : les œufs rouges et les œufs incolores ou tout au moins à peine colorés. Les premiers, ainsi que je l'ai décelé par les réactions décrites plus haut, contiennent des carotinoïdes et donneront naissance à des alevins plus ou moins pigmentés en rouge ; tandis que les seconds, à vitellus dépourvu de ces carotinoïdes, engendreront des alevins incolores. Le pisciculteur LINKE, cité par WAGNER, suppose que les œufs rouges proviennent de Truites vivant dans des eaux calcaires, tandis que les œufs incolores seraient l'apanage des Truites des régions de roches primitives. En nous basant sur nos expériences, nous admettrons plutôt que ce n'est pas la qualité de l'eau, mais la qualité de la nourriture qui détermine cette différence : les œufs colorés étant élaborés par des Truites dans l'alimentation desquelles entrent des Crustacés et les œufs incolores provenant de Truites dont la nourriture est dépourvue de carotinoïdes.

Deux questions se posent encore. Puisqu'il y a identité entre le pigment des taches rouges de la peau et celui de la chair dite saumonée, pourquoi toutes les Truites à points rouges ne sont-elles pas saumonées ? Il est difficile de répondre à cela d'une façon formelle ; on peut supposer néanmoins que les substances carotinoïdes se localisent d'abord dans la peau et les œufs et que ce n'est que lorsque ces tissus en sont pour ainsi dire saturés que ces matières pigmentaires se fixent dans les muscles. Il y a d'ailleurs à tenir compte aussi du facteur quantité, et il est compréhensible qu'il faudra une somme de *Gammarus* infiniment plus grande pour colorer toute la musculature d'une Truite que pour faire apparaître les ponctuations rouges dans la peau. La « saumonisation » de la chair suppose donc une alimentation très riche en *Gammarus* et prolongée pendant un certain laps de temps. Et maintenant pourquoi les *fario* des lacs, des fleuves et des grandes rivières ne montrent-elles pas de taches rouges, bien que leurs eaux soient richement peuplées en *Gammarus* ? Il faut sans doute en chercher l'explication dans le fait que, à partir d'un âge assez jeune, ces Truites se nourrissent plus volontiers de fretin qu'elles trouvent en abondance dans les lacs et les grands cours d'eau. Il est bon d'ajouter à cela que la localisation des Truites à points rouges n'est pas absolue et qu'on

en rencontre parfois, rarement, dans les lacs et les grands cours d'eau; l'inverse a lieu et parfois aussi, plus fréquemment, les ruisseaux hébergent des individus non pigmentés en rouge.

Chez les Ombles *(Salmo umbla* L.*)* on constate aussi des différences de coloration individuelles assez marquées: les nageoires paires et les nageoires anale et caudale peuvent être jaunâtres ou rougeâtres; la face ventrale, orangée et, dans certains lacs, ces Poissons peuvent présenter en outre, sur les flancs et sur les nageoires, des taches d'un rouge plus ou moins vif. Il paraît légitime d'attribuer ces colorations au régime alimentaire riche en Crustacés, en *Gammarus* en particulier. Cela semble corroboré par le fait que les Ombles provenant d'une région déterminée de certains lacs [1] ont leur chair saumonée et que ces Poissons sont capturés sur des fonds, caillouteux, lesquels sont peuplés de *Gammarus* même à des profondeurs assez grandes. Un autre fait, qui nous a été récemment communiqué par M. L. Kreitmann, Inspecteur des Eaux et Forêts à Thonon, vient encore confirmer qu'il y a corrélation entre la coloration de la chair, par conséquent le mode d'alimentation, et la pigmentation rouge ou jaune de la peau : certains Ombles du lac du Bourget, qui ont la chair saumonée, présentent une coloration générale rougeâtre ou jaunâtre, avec le ventre légèrement rosé et des taches jaunâtres sur la moitié dorsale du corps. Siebold [2] fait remarquer que, dans les lacs de montagne, les Ombles sont plus fréquemment colorés en rouge que dans les lacs de plaine; on peut à cela donner deux explications, qui d'ailleurs ne s'excluent pas: certains lacs de montagne sont abondamment peuplés de *Gammarus* [3] et d'autre part les Entomostracés des lacs alpins sont plus riches en lipochromes rouges que leurs congénères des lacs de plaine.

On peut encore ajouter que les taches rouges de la peau des Saumons (jeunes et mâles en livrée de noce) et des Truites de mer (mâles en livrée de noce) ont la même origine sans doute que les

[1] Voir: E. André. *Les omblières du Léman*. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., vol. 54, 1922, et Bull. Soc. centrale d'aquiculture et de pêche, vol. 29, 1922.

[2] Siebold (von), C. T. E. *Die Süsswasserfische von Mitteleuropa*. Leipzig, 1863.

[3] Voir: E. André. *Le lac Lioson et sa faune*. Bull. de la Soc. vaud. des sc. nat., vol. 55, 1923.

points rouges des *fario* [1]; il serait cependant intéressant de rechercher pourquoi l'apparition de ces dépôts de pigment coïncide avec la période de reproduction.

L'expérience qui fait l'objet de ces lignes devrait être complétée par l'expérience inverse. Nous l'avons entreprise et nous cherchons actuellement à provoquer la disparition des taches rouges en supprimant les *Gammarus* de l'alimentation de Truites *fario*; mais cet élevage doit être, semble-t-il, poursuivi pendant assez longtemps, puisque jusqu'à présent il n'a donné aucun résultat.

[1] D'autres Poissons d'eau douce possèdent aussi des dépôts de pigment rouge dans leurs téguments, en particulier dans les nageoires. Ces pigments, que nous nous proposons d'examiner, sont aussi, cela est probable, des carotinoïdes; nous avons du reste déjà décelé l'existence de ces substances dans les nageoires de la Perche *(Perca fluviatilis)* par les mêmes réactions que nous avons utilisées pour les Salmonides.

Volume 33. Nos 1 et 2. Janvier 1926.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

Maurice BEDOT

DIRECTEUR DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. les Professeurs H. Blanc (Lausanne), O. Fuhrmann (Neuchâtel)
E. Guyénot (Genève) et F. Zschokke (Bâle).

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1926

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Vol. 33. En cours de publication.

N° 1. O. Schotté. Système nerveux et régénération chez le Triton. Avec 75 figures dans le texte.

N° 2. E. Guyénot et K. Ponse. Une Microsporidie, Plistophora bufonis, parasite de l'organe de Bidder du Crapaud. Avec 6 figures dans le texte et la planche 1.

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50. **Union postale Fr. 53.**

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie,* Muséum d'Histoire Naturelle, Genève.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Abonnement : Suisse, fr. 50.—; Union postale, fr. 53.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 8 —
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	Fr. 8 —
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. de LESSERT	Fr. 32 50
Fasc. 4.	ISOPODES par J. CARL	Fr. 3 50
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. de LESSERT	Fr. 2 50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	Fr. 12 —
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	Fr. 11 —
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	Fr. 6 50
Fasc. 9.	OPILIONS par R. de LESSERT	Fr. 4 50
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. de LESSERT	Fr. 1 —
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	Fr. 17 50
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. CARL	Fr. 3 —
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	Fr. 3 —
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	Fr. 4 50
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. CARL	Fr. 2 50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	Fr. 4.50

CATALOGUE GÉNÉRAL DES MINÉRAUX

par E. JOUKOWSKY

Fr. 6.—

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

APPARTENANT AU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie. — FOSSILES

1 vol. 4° avec 117 planches : Fr. 200.—

En vente chez GEORG & Cie, libraires, GENÈVE

Volume 33. Fascicule 2 (Nos 3 à 7). Mai 1926.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

Maurice BEDOT

DIRECTEUR DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. les Professeurs H. Blanc (Lausanne), O. Fuhrmann (Neuchâtel)
E. Guyénot (Genève) et F. Zschokke (Bâle).

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

—

1926

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Vol. 33. En cours de publication.

N° 1. O. Schotté. Système nerveux et régénération chez le Triton. Avec 75 figures dans le texte.

N° 2. E. Guyénot et K. Ponse. Une Microsporidie, Plistophora bufonis, parasite de l'organe de Bidder du Crapaud. Avec 6 figures dans le texte et la planche 1.

N° 3. A. Naville. Notes sur les Eolidiens. Un Eolidien d'eau saumâtre. Origine des nématocystes, Zooxanthelles et homochromie. Avec 9 figures dans le texte.

N° 4. J. Roux. Notes d'erpétologie sud- américaine.

N° 5. E. Schenkel. Beitrag zur Kenntnis der Schweizerischen Spinnenfauna. Mit 2 Textfiguren.

N° 6. R. Matthey. La greffe de l'œil. Avec les planches 2, 3, 4 et 3 figures dans le texte.

N° 7. R. de Lessert. Araignées du Kilimandjaro et du Mérou. VI. Avec 13 figures dans le texte.

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50. **Union postale Fr. 53.**

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire Naturelle, Genève.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Abonnement : Suisse, fr. 50.—; Union postale, fr. 53.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. Penard	Fr. 8 —
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. Stingelin	Fr. 8 —
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. de Lessert	Fr. 32 50
Fasc. 4.	ISOPODES par J. Carl	Fr. 3 50
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. de Lessert	Fr. 2 50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. André	Fr. 12 —
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. Piguet et K. Bretscher	Fr. 11 —
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. Thiébaud	Fr. 6 50
Fasc. 9.	OPILIONS par R. de Lessert	Fr. 4 50
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. de Lessert	Fr. 1 —
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. Weber et G. Montet	Fr. 17 50
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. Carl	Fr. 3 —
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. André	Fr. 3 —
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. Montet	Fr. 4 50
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. Carl	Fr. 2 50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. André	Fr. 4.50

CATALOGUE GÉNÉRAL DES MINÉRAUX

par E. JOUKOWSKY

Fr. 6.—

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

APPARTENANT AU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie. — FOSSILES

1 vol. 4° avec 117 planches : Fr. 200.—

En vente chez GEORG & Cie, libraires, GENÈVE

Volume 33. Fascicule 3 (Nos 8 à 15). Juin 1926.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

Maurice BEDOT

DIRECTEUR DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. les Professeurs H. Blanc (Lausanne), O. Fuhrmann (Neuchâtel)
E. Guyénot (Genève) et F. Zschokke (Bâle).

Ce fascicule renferme les travaux présentés à l'Assemblée générale de la Société Zoologique Suisse, tenue à Neuchâtel, les 10 et 11 avril 1926.

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1926

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Vol. 33. En cours de publication.

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50. Union postale Fr. 53.

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire Naturelle, Genève.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Abonnement : Suisse, fr. 50.—; Union postale, fr. 53.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. Penard	Fr. 8 —
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. Stingelin	Fr. 8 —
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. de Lessert	Fr. 32 50
Fasc. 4.	ISOPODES par J. Carl	Fr. 3 50
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. de Lessert	Fr. 2 50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. André	Fr. 12 —
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. Piguet et K. Bretscher	Fr. 11 —
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. Thiébaud	Fr. 6 50
Fasc. 9.	OPILIONS par R. de Lessert	Fr. 4 50
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. de Lessert	Fr. 1 —
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. Weber et G. Montet	Fr. 17 50
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. Carl	Fr. 3 —
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. André	Fr. 3 —
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. Montet	Fr. 4 50
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. Carl	Fr. 2 50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. André	Fr. 4.50

CATALOGUE GÉNÉRAL DES MINÉRAUX

par E. JOUKOWSKY

Fr. 6.—

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

APPARTENANT AU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie. — FOSSILES

1 vol. 4° avec 117 planches : Fr. 200.—

En vente chez GEORG & Cie, libraires, GENÈVE

Volume 33. Fascicule 4 (Nos 16 à 21). Juillet 1926.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

Maurice BEDOT

DIRECTEUR DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. les Professeurs H. Blanc (Lausanne), O. Fuhrmann (Neuchâtel) E. Guyénot (Genève) et F. Zschokke (Bâle).

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1926

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Vol. 33. En cours de publication.

(Suite page 3 de la couverture).

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50. **Union postale Fr. 53.**

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire Naturelle, Genève.

N° 16. V. Bischler. L'influence du squelette dans la régénération et les potentialités des divers territoires du membre chez *Triton cristatus*. Avec 25 figures dans le texte et les planches 5 à 7.

N° 17. G. Mermod. Notes malacologiques. Avec 14 figures dans le texte.

N° 18. Ch. Ferrière. Note sur un Chalcidien à développement polyembryonique. Avec 9 figures dans le texte.

N° 19. F. Santschi. Nouvelles notes sur les *Camponotus*. Avec 3 figures dans le texte.

N° 20. A. Monard. Description de quelques espèces nouvelles d'Harpacticides marins de la région de Banyuls. Avec 46 figures dans le texte.

N° 21. M. Jaquet. Un cas de monstruosité chez un Poulet. Avec 3 figures dans le texte.

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Abonnement : Suisse, fr. 50.—; Union postale, fr. 53.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. Penard	Fr. 8 —
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. Stingelin	Fr. 8 —
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. de Lessert	Fr. 32 50
Fasc. 4.	ISOPODES par J. Carl	Fr. 3 50
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. de Lessert	Fr. 2 50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. André	Fr. 12 —
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. Piguet et K. Bretscher	Fr. 11 —
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. Thiébaud	Fr. 6 50
Fasc. 9.	OPILIONS par R. de Lessert	Fr. 4 50
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. de Lessert	Fr. 1 —
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. Weber et G. Montet	Fr. 17 50
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. Carl	Fr. 3 —
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. André	Fr. 3 —
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. Montet	Fr. 4 50
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. Carl	Fr. 2 50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. André	Fr. 4.50

CATALOGUE GÉNÉRAL DES MINÉRAUX

par E. JOUKOWSKY

Fr. 6.—

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

APPARTENANT AU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie. — FOSSILES

1 vol. 4° avec 117 planches : Fr. 200.—

En vente chez GEORG & Cie, libraires, GENÈVE

Volume 33. Fascicule 5 et dernier (Nos 22 et 23). Décembre 1926.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

Maurice BEDOT

DIRECTEUR DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

AVEC LA COLLABORATION DE

MM. les Professeurs H. BLANC (Lausanne), O. FUHRMANN (Neuchâtel)
E. GUYÉNOT (Genève) et F. ZSCHOKKE (Bâle).

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1926

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Vol. 33. En cours de publication.

(Suite page 3 de la couverture).

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50. **Union postale Fr. 53.**

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire Naturelle, Genève.

N° 16. V. Bischler. L'influence du squelette dans la régénération et les potentialités des divers territoires du membre chez *Triton cristatus*. Avec 25 figures dans le texte et les planches 5 à 7.

N° 17. G. Mermod. Notes malacologiques. Avec 14 figures dans le texte.

N° 18. C. Ferrière. Note sur un Chalcidien à développement polyembryonique. Avec 9 figures dans le texte.

N° 19. F. Santschi. Nouvelles notes sur les *Camponotus*. Avec 3 figures dans le texte.

N° 20. A. Monard. Description de quelques espèces nouvelles d'Harpacticides marins de la région de Banyuls. Avec 46 figures dans le texte.

N° 21. M. Jaquet. Un cas de monstruosité chez un Poulet. Avec 3 figures dans le texte.

N° 22. G. Montet. Les types d'Hyménoptères de Tournier, du Muséum d'Histoire Naturelle de Genève, II. Avec 14 figures dans le texte.

N° 23. E. André. Influence de l'alimentation sur la pigmentation cutanée des Salmonides.

MUSEUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Abonnement : Suisse, fr. 50.—; Union postale, fr. 53.

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. Penard	Fr. 8 —
Fasc. 2.	PHYLLOPODES par Th. Stingelin	Fr. 8 —
Fasc. 3.	ARAIGNÉES par R. de Lessert	Fr. 32 50
Fasc. 4.	ISOPODES par J. Carl	Fr. 3 50
Fasc. 5.	PSEUDOSCORPIONS par R. de Lessert	Fr. 2 50
Fasc. 6.	INFUSOIRES par E. André	Fr. 12 —
Fasc. 7.	OLIGOCHÈTES par E. Piguet et K. Bretscher	Fr. 11 —
Fasc. 8.	COPÉPODES par M. Thiébaud	Fr. 6 50
Fasc. 9.	OPILIONS par R. de Lessert	Fr. 4 50
Fasc. 10.	SCORPIONS par R. de Lessert	Fr. 1 —
Fasc. 11.	ROTATEURS par E.-F. Weber et G. Montet	Fr. 17 50
Fasc. 12.	DÉCAPODES par J. Carl	Fr. 3 —
Fasc. 13.	ACANTHOCÉPHALES par E. André	Fr. 3 —
Fasc. 14.	GASTÉROTRICHES par G. Montet	Fr. 4 50
Fasc. 15.	AMPHIPODES par J. Carl	Fr. 2 50
Fasc. 16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBDELLES et POLYCHÈTES par E. André	Fr. 4.50

CATALOGUE GÉNÉRAL DES MINÉRAUX

par E. JOUKOWSKY

Fr. 6.—

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK

APPARTENANT AU

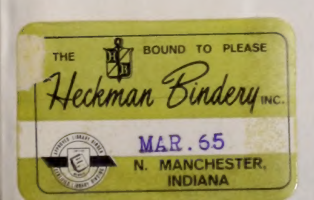
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1re partie. — FOSSILES

1 vol. 4° avec 117 planches : Fr. 200.—

En vente chez GEORG & Cie, libraires, GENÈVE

.06(49.4)G2


THE
BOUND TO PLEASE
Heckman Bindery INC.
MAR. 65
N. MANCHESTER,
INDIANA

R


AMNH LIBRARY
100163646